N° D'ORDRE
150

# THÈSES

PRESENTÉES

## A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES NATURELLES

PAR

*Chantal HUMBERT*

*1re THESE*

ETUDE EXPERIMENTALE DU ROLE DE L'ORGANE X *(pars distalis)* DANS LES CHANGEMENTS DE COULEUR ET LA MUE DE LA CREVETTE *PALAEMON SERRATUS*

*2me THESE* — Propositions données par la Faculté.

L'ADAPTATION CHROMATIQUE CHEZ LES INSECTES

*Soutenues le* 1965 *devant la Commission d'examen.*

Commission :

| | | |
|---|---|---|
| MM. M. AVEL | Professeur | Président |
| P. DRACH, | Professeur à la Faculté des Sciences de Paris | Examinateurs |
| J. BOUNHIOL | Professeur | |
| J. PANOUSE | Professeur | |
| A. HAGET | Professeur | |

**Université de Bordeaux**

# FACULTE DES SCIENCES

*Doyen honoraire* : M. BRUS *Doyen* : M. CALAS

*Professeurs honoraires*

| | |
|---|---|
| M. DAURE | Recteur honoraire de l'Académie de Caen |
| M. KASTLER | Professeur à la Sorbonne |
| M. QUELET | Professeur à la Sorbonne |
| M. PISOT | Professeur à la Sorbonne |
| M[lle] JOSIEN | Professeur à la Sorbonne |

*Professeurs*

| | |
|---|---|
| M. DANGEARD | Botanique |
| M. GENEVOIS | Chimie biologique et Phys. vég. |
| M. MILLOUX | Calcul infinitésimal |
| M. CAU | Physique expérimentale |
| M. BRUS | Chimie |
| M. AVEL | Zoologie et physiologie animale |
| M. ROUSSET | Physique générale |
| M. ROGER | Mécanique rationnelle |
| M. WEILL | Anatomie comparée et embryogénie |
| M. DUPRESNOY | Mathématiques générales |
| M. LAFON | Physiologie générale |
| M. BOUNHIOL | Biologie animale |
| M. SERVANT | Physique |
| M. CALAS | Chimie organique |
| M. GAY | Minéralogie |
| M. PACAULT | Chimique physique |
| M. SCHOELLER | Géologie |
| M. DAVID | Biologie végétale |
| M. COLMEZ | Méthodes mathématiques de la physique |
| M. CAMBAR | Biologie animale |
| M. VIGNEAUX | Géologie |
| M. PANOUSE | Zoologie (détaché à la Faculté des Sciences du Maroc) |

| | |
|---|---|
| M. ARZELIES | Physique (détaché à la Faculté des Sciences du Maroc) |
| M. RIBEREAU-GAYON | Oenologie et chimie agricole |
| M. RISS | Mathématiques |
| M. GUIZONNIER | Physique |
| M. HAGET | Zoologie expérimentale |
| M. SEMIROT | Astronomie |
| M. CHASTEL | Physique nucléaire |
| M. HAGENMULLER | Chimie minérale |
| M. ALLARD | Chimie |
| M. CREAC'H | Biologie animale S.P.C.N. |
| M. LOUDETTE | Mécanique physique |
| M. PATY | Chimie |
| M. BORDES | Préhistoire |
| M. SECHET | Botanique |
| M. LAFARGUE | Physique — C.S.U. de Pau |
| M. BAGANAS | Mathématiques |
| M. VALENTIN | Radioélectricité |
| M. ENNOUCHI | Géologie (détaché à la Faculté des Sciences du Maroc) |
| M. EYME | Botanique |
| M. FRAINNET | Chimie organique |
| M. RUAMPS | Physique électronique |
| M. DESCHAMPS | Chimie — C.S.U. de Pau |
| M. HOARAU | Chimie physique |
| M. LALANDE | Chimie appliquée |
| M. MARCHAND | Chimie |
| M. GOTTIS | Géologie dynamique |
| Mme TISON | Calcul des probabilités |
| M. LEMANGEAU | Chimie |
| M. CLASTRE | Cristallographie physique |
| M. BLONDEL | Mathématiques |
| M. SOURISSEAU | Chimie M.P.C.-S.P.C.N. |
| M. JOUSSOT-DUBIEN | Chimie M.P.C.-S.P.C.N. |
| M. MAYER | Physique — C.S.U. de Pau |
| Mlle FAURE-MURET | Géologie (détachée à la Faculté des Sciences du Maroc) |
| Mlle LAFFITTE | Physique M.G.P. |
| M. ROCH | Physique |
| M. LOCHET | Physique |
| M. VALADE | Chimie organique |
| M. VINDT | Biologie végétale |
| M. REGINIER | Mathématiques |
| M. DESTRIAU | Chimie |
| M. PETIT | Physique corpusculaire |
| M. CLIN | Géologie |
| M. BARAUD | Chimie biologique |
| M. EMBERGER | Géologie |
| M. CARDO | Psychophysiologie |
| M. SIMONOFF | Chimie physique |
| M. BOTHOREL | Chimie |
| M. CHARRU | Physique M.P.C. |

*Maître de conférences honoraire* : M. DE PUYMALY

*Maîtres de conférences*

| | |
|---|---|
| M. BONASTRE | Chimie — C.S.U. de Pau |
| M. LASCOMBE | Chimie |
| M. RIMPAULT | Mathématiques |
| M. VINH MAU | Physique théorique |
| M. BARETS | Biologie animale |
| M. GROMB | Chimie — C.S.U. de Pau |
| M. METTETAL | Biologie animale (détaché à la Faculté des Sciences du Maroc) |
| M. BELLON | Chimie (détaché à la Faculté des Sciences du Maroc) |
| M. HARDY | Chimie |
| M. BERTHE | Mathématiques — C.S.U. de Pau |
| Mme VINH MAU | Physique théorique |
| M. BOUSSEAU | Physique |
| M. RIBEREAU-GAYON Pascal | Chimie organique |
| M. DUBOST | Physique — C.S.U. de Pau |
| M. DUPUY | Physique — C.S.U. de Pau |
| M. MENRATH | Physique |

*Conseillers Administratifs*

| | |
|---|---|
| M. LLORENS | Géologie approfondie |
| M. LÉVÈQUE | Biologie générale |

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK - LEIDEN -

N° D'ORDRE
150

# THÈSES

PRESENTÉES

## A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES NATURELLES

PAR

*Chantal HUMBERT*

---

*1re THESE*

ETUDE EXPERIMENTALE DU ROLE DE L'ORGANE X *(pars distalis)* DANS LES CHANGEMENTS DE COULEUR ET LA MUE DE LA CREVETTE *PALAEMON SERRATUS*

*2me THESE* — Propositions données par la Faculté.

L'ADAPTATION CHROMATIQUE CHEZ LES INSECTES

*Soutenues le* *devant la Commission d'examen.*

Commission :

| | | | |
|---|---|---|---|
| MM. | M. AVEL | Professeur | Président |
| | P. DRACH, | Professeur à la Faculté des Sciences de Paris | Examinateurs |
| | J. BOUNHIOL | Professeur | |
| | J. PANOUSE | Professeur | |
| | A. HAGET | Professeur | |

# AVANT-PROPOS

*Ce travail a été effectué au Laboratoire de Zoologie de l'Institut Scientifique Chérifien sous la direction de Monsieur le Professeur J.-B. Panouse. Je désire lui exprimer ici ma profonde et sincère gratitude pour l'intérêt et l'aide qu'il m'a toujours prodigués avec la plus grande bienveillance. Je dois à ses conseils et à son expérience ma formation de chercheuse et à ce titre je lui dois une reconnaissance particulière. Je tiens aussi à le remercier de son soutien compréhensif qui ne m'a jamais fait défaut pendant ces six années.*

*Je voudrais aussi exprimer ma reconnaissance à Monsieur le Professeur P. Drach, qui en acceptant de parrainer mes recherches au C.N.R.S. m'a témoigné beaucoup de confiance et qui m'a souvent aidée de ses conseils éclairés et amicaux.*

*Monsieur le Professeur M. Avel m'a fait l'honneur de présider mon jury de thèse. Je l'en remercie respectueusement ainsi que Messieurs les Professeurs A. Haget et J. Bounhiol qui ont bien voulu juger ce travail. Je suis très reconnaissante également à Monsieur le Professeur R. Cambar de son aimable soutien, grâce auquel j'ai pu arriver à la fin de cette tâche.*

*Qu'il me soit permis de remercier C. Mettetal pour l'accueil sympathique qu'il m'a réservé dans son laboratoire de la Faculté des Sciences à Rabat et les suggestions utiles qu'il m'a faites. Je dois à Madame J. Vincent-Lahaye une aide aussi amicale que généreuse dans tous les domaines et surtout mon initiation à l'histologie. Qu'elle veuille bien accepter ici un témoignage de ma très vive reconnaissance.*

*Je ne saurais oublier la part efficace que Monsieur L. Bellon a prise à la mise en œuvre de ce travail et je lui en exprime toute ma gratitude. Je voudrais aussi exprimer mes remerciements à mes collègues de l'Institut scientifique chérifien et tout spécialement à Madame N. Daguerre, avec laquelle j'ai pu avoir des échanges profitables, et enfin à tous ceux et toutes celles qui m'ont aidée à la publication de ce travail : Messieurs Roudiez, Antomarchi et Célérier pour les graphiques, Mademoiselle Martineri et Monsieur Bons pour les photos, Messieurs Karsenty et Delaunay pour l'impression dans des conditions assez difficiles.*

*Je tiens également à remercier le Centre national de la Recherche Scientifique des subventions qu'il m'a attribuées et qui m'ont permis d'entreprendre et d'achever cette thèse.*

# INTRODUCTION

Le rôle des hormones est si souvent évoqué dans la physiologie des Crustacés qu'il devient de la plus grande importance de bien caractériser le fonctionnement et l'influence de chaque formation endocrine pour parvenir à une compréhension juste et rationnelle des faits. Or, s'il existe des contradictions entre les résultats obtenus ou les interprétations, c'est parce qu'il y a aussi des divergences entre les groupes d'animaux, les structures elles-mêmes et les techniques expérimentales utilisées, sans oublier les lacunes de notre savoir. Cependant, quelquefois, l'abondance des résultats recueillis donne aux structures étudiées un aspect des plus complexes. C'est le cas du pédoncule oculaire, responsable de nombreux contrôles : on le voit intervenir d'une manière plus ou moins précise dans la plupart des fonctions physiologiques. De par sa structure, à la fois sensorielle, nerveuse et glandulaire, cet organe pose déjà un problème de complexité. La centralisation des multiples contrôles qu'on lui reconnaît, tout en le rendant d'autant plus intéressant à étudier et favorable aux recherches, ajoute encore à cette complexité, qui rappelle celle de l'hypophyse ou des *corpora cardiaca-allata*.

Des deux glandes essentielles du pédoncule oculaire, la glande du sinus et l'organe X, une seule jusqu'à ces dernières années, la glande du sinus, avait une activité reconnue. L'influence de l'organe X est restée longtemps totalement inconnue et cette formation glandulaire n'a pas encore soulevé, de la part des expérimentateurs, le même enthousiasme que la précédente. Il était bien tentant de satisfaire un peu notre curiosité à son égard.

## CHOIX ET PROVENANCE DU MATERIEL

L'étude du rôle physiologique de la *pars distalis* de l'organe X a été entreprise sur la crevette rose ou « bouquet » : *Palaemon* (= *Leander*) *serratus* (PENNANT).

Parmi les Natantia, cette crevette, souvent choisie comme matériel d'observation ou d'expérimentation, a une physiologie déjà bien connue. Son endocrinologie particulièrement est le sujet d'une littérature abondante. Il était donc intéressant de compléter l'étude des formations endocrines du pédoncule oculaire, en recherchant l'influence propre de l'organe X et celle de la glande du sinus sur quelques fonctions précises (comportement chromatique, mue, croissance, par exemple), et de comparer les résultats avec ceux obtenus par d'autres chercheurs sur la même espèce, mais par des méthodes différentes.

Trouvées communément dans les cuvettes rocheuses de la zone intercotidale, ces crevettes peuvent être pêchées toute l'année et il est possible de se procurer assez régulièrement au marché de Rabat, des quantités suffisamment importantes d'animaux fraîchement récoltés et bien vivants.

La zone de pêche se situe au large de Rabat-Salé, dans une région voisine de l'embouchure du Bou-Regreg. Les températures s'échelonnent entre 13 et 25° pendant l'année, dans les cuvettes rocheuses près de Rabat. Dans les lots de crevettes ramenés par les pêcheurs, *Palaemon serratus* est l'espèce la mieux représentée, associée à *Lysmata seticaudata* et surtout à *Lysmata nillita* et *Leander squilla.*

Si le schéma dessiné par les chromatophores du corps se rapproche beaucoup pour cette *Palaemon serratus* marocaine de celui de la race locale de Roscoff, la crevette marocaine est toutefois plus petite. La taille la plus fréquente dans ces lots varie entre 55 et 65 mm, les plus grands individus ne dépassant guère 75 à 80 mm. Exceptionnellement quelques femelles peuvent atteindre 90 à 110 mm. Pour ce travail expérimental, j'ai choisi des individus mâles parce que leur cycle d'intermue n'est pas troublé par des phénomènes de vitellogénèse ou d'incubation. Cependant, je crois nécessaire d'introduire ici quelques remarques afin de permettre une identification plus précise de la population locale utilisée. Dans ces parages, la reproduction de l'espèce est étalée sur plusieurs mois : les premières femelles incubantes apparaissent dans les lots d'animaux récoltés entre la fin du mois de novembre et la mi-décembre. Leur nombre croit et devient élevé en janvier-février, puis diminue à partir du mois de mars (la durée moyenne d'incubation a été de 46 jours pour des crevettes prélevées en fin janvier, à une température variant de 13 à 16°). En mai, pourtant, on trouve encore de nombreuses crevettes incubantes dans les récoltes, ce qui suppose une fécondation plus tardive et peut-être une seconde période de reproduction. Irrégulièrement, d'ailleurs, quelques rares femelles porteuses d'embryons peuvent encore se rencontrer en juillet-août. Il est important de souligner les caractères de ces races locales qui présentent, suivant leur provenance, des différences essentielles dans leur comportement physiologique. C'est le cas notamment de *Palaemon serratus*. Il est vraisemblable aussi que ces différences sont plus accentuées entre des populations distantes qu'entre races locales voisines. Or l'espèce se trouve, ici, presque à la limite de son aire de distribution dans l'Atlantique. Cette raison me paraît suffisante pour insister sur l'originalité de cette population, dûe à la fois à des caractères génétiques propres et aux conditions écologiques particulières.

Du point de vue expérimental, *Palaemon serratus* est un matériel excellent. La taille des pédoncules oculaires, leur forme, leur transparence permettent de repérer avec soin les deux formations endocrines principales et de pratiquer l'ablation de l'une ou l'autre ou même des deux glandes avec un minimum de dommages pour les tissus voisins.

Le système chromatophorique est, de plus, assez aisé à étudier : les réactions des chromatophores sont nettes et apparentes. De même les recherches sur la mue et les phénomènes liés à la mue sont favorisées par la durée du cycle d'intermue relativement court chez ces animaux.

A ces avantages s'ajoutent la rapidité et la facilité de l'approvisionnement : un premier triage sur place permet l'élimination des individus endommagés et départage grossièrement les tailles. Un second examen au laboratoire achève cette sélection et sépare les sexes et les stades d'intermue. Le nombre des animaux utilisables est alors fortement réduit, mais les individus choisis se trouvent dans des conditions physiologiques aussi semblables qu'il est possible.

# CONDITIONS D'ELEVAGE

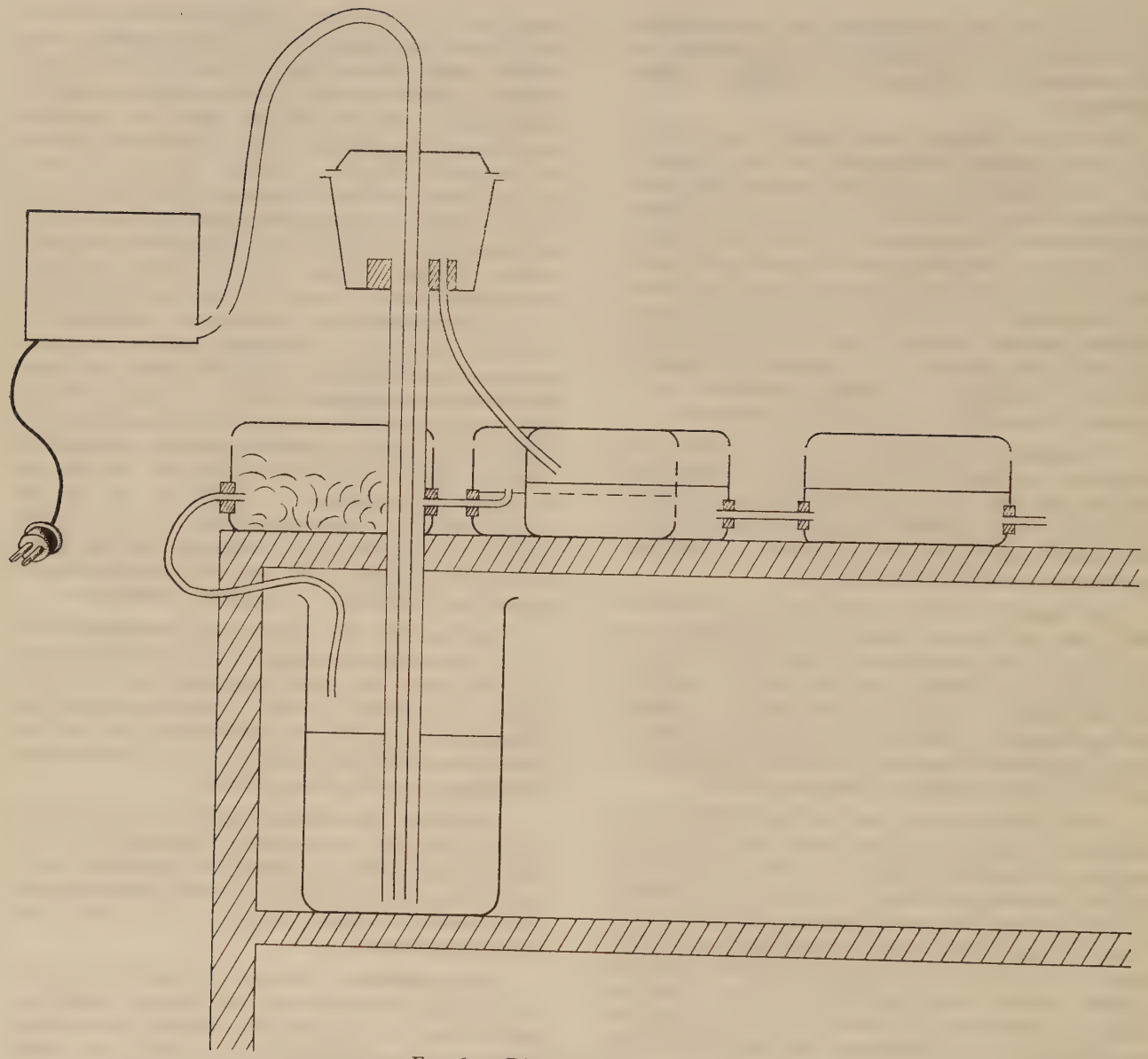


FIG. 1 — Dispositif d'élevage.

Les conditions d'élevage décrites sont celles qui ont pu être réalisées à Rabat, à l'*Institut Scientifique Chérifien*, où il n'existe pas d'installation d'eau de mer courante.

Les crevettes furent élevées dans des bacs individuels à circulation artificielle d'eau de mer (fig. 1).

Le type du dispositif utilisé est simple et s'inspire du modèle décrit par BLANC ET PLESSIS (1951).

Chaque circuit comprend un réservoir, un système d'élévation et de distribution de l'eau, des bacs d'élevage et un retour commun après filtration de l'eau de mer.

Le réservoir est constitué par un bocal de verre de 2 ½ l., à ouverture large, permettant un nettoyage aisé. Il est placé à un niveau plus bas que celui des bacs. Le système d'élévation de l'eau comporte un tube de verre de 45 cm de hauteur et de 1 cm de diamètre, plongeant par sa partie inférieure dans le réservoir. L'air soufflé par un aérateur ordinaire pour aquarium est conduit par un fin tuyau de polyvinyle à la base et à l'intérieur de ce tube. Les bulles d'air en remontant entraînent l'eau vers la partie supérieure du tube. Cette eau se déverse dans une boîte en matière plastique et s'écoule par un fin tuyau dans le premier bac. Les bacs d'élevage sont des boîtes en matière plastique, résistante et transparente, de 15 x 9 x 6 cm, munies de leurs couvercles et groupées par séries de douze. Elles sont raccordées par leurs faces latérales opposées soit par des segments de tuyau, soit par des siphons. La circulation d'eau est rapide, l'entretien facile et l'étanchéité parfaite. La sortie du dernier bac est munie d'un tube de verre coudé qui fonctionne comme système de trop-plein et dont l'inclinaison peut être variée pour régler le niveau de l'eau dans les bacs. Un filtre, constitué par un lit de granulés de charbon de bois entre deux couches de laine de verre, termine le circuit. L'eau y est filtrée avant son retour au réservoir.

Le volume total d'eau en circulation pour une série de douze bacs est d'environ 9 l. Cette provision d'eau de mer est renouvelée tous les dix jours en hiver, tous les six jours en été, en raison de la chaleur.

Trois groupes de bacs, laissés transparents, furent placés sur fond blanc. Un autre groupe de bacs, peints extérieurement en noir, fut utilisé pour les expériences sur fond noir éclairé.

Les animaux furent alimentés trois fois par semaine à saturation avec de la chair de poisson, de crabe, de moule et parfois des proies vivantes : Annélides, Amphipodes, Isopodes. Des algues furent aussi ajoutées aux bacs : Ulva, Fucus, Bifurcaria, Dyctyota, Enteromorpha... J'ai pu constater que les crevettes en prélevaient des fragments pour leur nourriture.

Les expériences furent conduites sous un éclairage naturel, mais les unes à la température ambiante, les autres dans une chambre à température constante. Ces dernières expériences ne purent être poursuivies en raison de l'arrêt de fonctionnement du climatiseur de cette pièce.

PREMIERE PARTIE

# MORPHOLOGIE, ANATOMIE ET HISTOLOGIE DU PEDONCULE OCULAIRE

**Orientation**

Lorsque l'axe longitudinal du pédoncule oculaire est perpendiculaire à celui du corps, c'est-à-dire lorsque les yeux sont étalés horizontalement (position naturelle), la partie dorsale est celle située sous la surface de l'eau, la partie ventrale, celle dirigée vers le fond, la partie latérale postérieure vers le telson, la partie latérale antérieure vers le rostre, la partie distale étant la portion du pédoncule oculaire la plus éloignée du corps, et la partie proximale la plus proche du cephalothorax. Ceci est important afin d'éviter toute confusion dans la situation des différentes unités du pédoncule oculaire.

**Morphologie générale du pédoncule oculaire**

Le pédoncule oculaire, que j'appellerai plus brièvement P.O., comprend trois parties distinctes :

— La région distale, visuelle, l'œil proprement dit, formant une calotte sombre, à limite bien définie, circulaire, sauf en un endroit, au milieu de la partie dorsale, où elle souligne d'une sinuosité un groupe d'ommatidies formant une tache noire ou « œil accessoire ». Sous la cornée, membrane souple, les ommatidies se disposent en hémisphère. Dans la journée et sur fond blanc, l'œil apparaît comme une demi-sphère dorée, contenant un noyau central plus foncé. La nuit, il présente une teinte noire, opaque, caractéristique de la vision nocturne ainsi que de certaines conditions physiologiques telles que l'asphyxie ou l'ablation de l'une des formations endocrines du pédoncule oculaire. Sur fond noir éclairé, il a une irisation métallique, violacée, très remarquable. La structure des ommatidies a déjà été décrite très complètement par BALLS (1944), BERNARD (1937), DEBAISIEUX (1944), KLEINHOLZ (1934, 1936, 1948, 1949, 1955, 1958), PARKER (1891), RAMADAN (1952)... Comme elle n'intéresse pas directement cette étude, je la passerai sous silence.

— Succédant à cette partie visuelle, un tronçon renflé, légèrement plus long que large, contient, enfermés dans un étui rigide cuticulaire, les muscles moteurs de l'œil, le tissu conjonctif, les sinus sanguins, une masse axiale nerveuse, des structures glandulaires. Extérieurement, cette partie du P.O. est pigmentée par des chromatophores blancs-jaunes et rouges-jaunes sauf sur une très petite surface qui se présente comme une tache ovale, dépigmentée, sur la face dorsale, du côté antérieur. Lorsque les chromatophores sont contractés sur fond blanc, la structure interne de cette partie est bien visible par transparence.

— Enfin un troisième segment, mince, étranglé, court, raccorde le P.O. à la partie antérieure du cephalothorax. Il ne contient que le nerf optique.

**Anatomie du pédoncule oculaire** (partie médiane)

Sous la cuticule se trouvent deux faisceaux musculaires striés, obliques, l'un latéral, l'autre dorsal. Ils s'attachent à la base de l'articulation du P.O. et sous la partie visuelle.

Le centre du P.O. est occupé par des ganglions nerveux : immédiatement sous les ommatidies, une portion courbe, peu épaisse, la « *lamina ganglionaris* », précède une masse nerveuse ovoïde, légèrement creusée dans sa partie inférieure : la « *medulla externa* ». Le noyau sous-jacent ou « *medulla interna* » est plus petit, comprimé entre la *medulla externa* et la « *medulla terminalis* », plus importante, qui présente du côté antérieur un lobe latéral, saillant dans la partie distale (fig. 2).

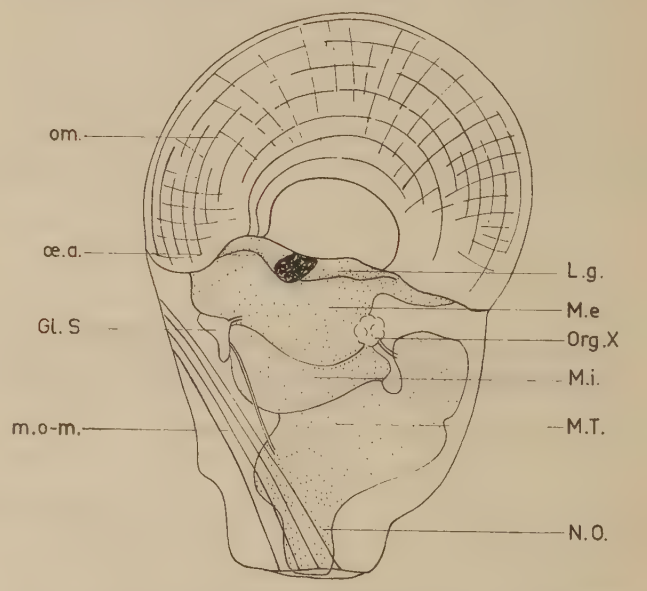



FIG. 2 — Localisation des centres nerveux et glandulaires du pédoncule oculaire, chez *Palaemon serratus*. Schéma longitudinal. (om : ommatidies ; œ. a. : œil accessoire ; L. g. : *lamina ganglionaris* ; M. e. : *medulla externa* ; M. i. : *medulla interna* ; M. T. : *medulla terminalis* ; Org. X : organe X ; Gl. s. : glande du sinus ; m. o-m : muscle oculomoteur ; N. O. : nerf oculaire).

Sur le bord postérieur dorsal de la *medulla interna* se trouve une petite structure toujours bien visible par transparence : la glande du sinus. En forme de cupule blanc-bleuté, d'aspect nacré, elle est baignée par un sinus sanguin externe et ne semble qu'appliquée contre le ganglion nerveux central. A l'opposé, sur le bord antérieur dorsal de cette même *medulla interna,* existe une autre formation blanc-bleuâtre, de forme globuleuse et de texture granuleuse : l'organe X (*pars distalis*) ou organe de HANSTRÖM. Cette glande est moins apparente que la glande du sinus. Elle est plus profonde : elle s'intercale entre le lobe de la *medulla terminalis* et la *medulla externa,* contre la *medulla interna.* Un second sinus sanguin, interne, la borde. Un bon repère pour cette glande est figuré par la tache sans chromatophores : la glande affleure latéralement à la partie supérieure de cette zone.

FIG. 3 — Coupe schématique au niveau de la glande du sinus et de l'organe X. (A : org. X ; B : gl. sinus).

**Histologie du pédoncule oculaire**

Depuis les recherches de HANSTRÖM (1933, 1934, 1936), le système neurosecréteur du pédoncule oculaire des Crustacés a fait l'objet d'études descriptives détaillées : je dois rappeler les travaux de BLISS et WELSH (1952), BLISS, DURAND et WELSH (1954), CARLISLE (1953), DRACH et GABE (1960, 1962), DURAND (1956), GABE (1952), PASSANO (1951), PYLE (1943)... Ces auteurs ont décrit les diverses catégories cellulaires du P.O. et les transformations locales ou cycliques du matériel neurosecrété. Comme il s'agissait ici surtout de situer la position des différents organes du P.O., de reconnaître leur structure et de vérifier l'étendue des ablations, je n'ai utilisé que des méthodes histologiques très simples.

Les P.O. examinés ont été prélevés sur des individus choisis au stade d'intermue C. Après fixation au Bouin-Hollande trichloracétique ou au Halmi sous vide, durant 24 heures, j'ai employé la double inclusion à la celloïdine, selon la méthode de PÉTERFI. Les coupes transversales de 5 $\mu$ furent colorées à l'hemalun-eosine ou à la trioxyhématéine-erythrosine.

On peut déceler dans l'écorce de la *medulla externa* un groupe de 10 à 15 cellules environ, assez grosses, rondes ou polyédriques, à noyaux très colorés. Ce groupe est situé dans le plan dorsal. Il peut cependant avoir une position plus proximale et se distingue alors encore dans la portion de la *medulla externa* la plus proche de la *medulla interna.* Ce massif s'étire aussi quelquefois en cordon. A l'inverse d'autres groupes cellulaires, visibles par exemple dans la *medulla terminalis,* celui-ci est bien distinct et bien défini. Il semble qu'il soit en rapport avec les fibres du muscle dorsal. Sur quelques coupes, j'ai pu observer aussi, toujours dans le cortex de la *medulla externa,* des cellules nerveuses, peu nombreuses, mais plus grosses que les neurones ordinaires, isolées ou groupées. Leur aspect rappelle celui des cellules neurosecrétrices qui sont habituellement décrites dans la *medulla terminalis.*

La glande du sinus est variable, tant par sa taille que par sa forme en croissant ou en sac. Elle est limitée par une fine membrane anhiste du côté bordé par le sinus sanguin externe, tandis que sa paroi profonde est tapissée d'une couche cellulaire à noyaux sombres, allongés. La coloration utilisée ne permet pas de voir dans cette glande une structure cellulaire définie, mais elle contient cependant quelques noyaux de taille

FIG. 4 — Glande du sinus.

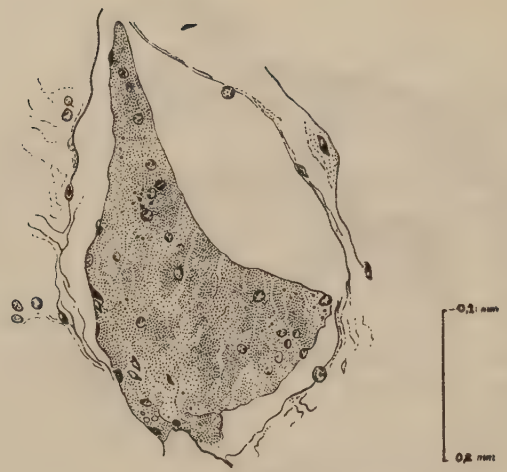


FIG. 5 — Glande du sinus.

moyenne, à chromatine assez claire. Le protoplasme est bourré de minuscules inclusions qui lui donnent une texture très finement granuleuse et une réaction eosinophile très forte. En plusieurs endroits il apparaît fissuré perpendiculairement au sinus sanguin. Il semble que ce soit là un artefact. Sur certaines coupes, dans la partie profonde de la glande, quelques grandes lacunes ont pu être observées à côté de gouttelettes assez grosses de secrétion (fig. 4 et 5).

La *pars distalis* de l'organe X est une glande de taille importante, mais de proportions et de forme variables selon les individus. Son apparence elle même n'est pas constante sur le même animal vivant, au cours du cycle d'intermue ou pendant certaines périodes de l'année. De forme oblongue, elle s'insère entre la *medulla externa* et la *medulla interna* et se prolonge jusqu'à la *medulla terminalis*. Elle peut s'étendre aussi très distalement. Sa portion la plus superficielle et la plus distale se trouve sous un groupe cellulaire particulier formant le pore sensoriel (fig. 6). A cet endroit, la cuticule s'amincit et de nombreux noyaux de neurones bipolaires, noyaux fins, allongés, à chromatine dense, se mêlent à d'autres plus clairs, plus

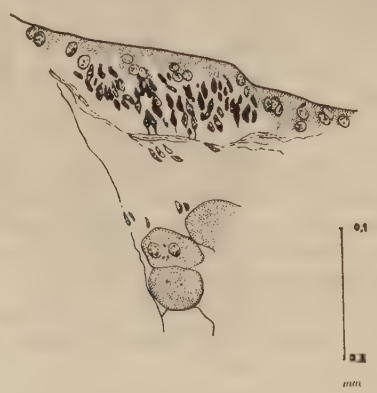


FIG. 6 — Pore sensoriel et cellules de l'organe X.

FIG. 7 — Cellules de l'organe X : A, noyau — B, corps en bulbe d'oignon — C, sécrétion.

gros, arrondis, appartenant à des cellules épithéliales. Ce bouquet cellulaire se présente comme une cupule vivement colorée par l'hemalun, la partie rétrécie étant centrale. Immédiatement au-dessous se trouve l'organe X (*pars distalis*). Ses cellules, grandes, à protoplasme clair, contiennent de fines inclusions qui peuvent fusionner en gouttelettes plus grosses. Les noyaux bien visibles ont une chromatine claire et sont de taille moyenne. Des structures dites « corps en bulbe d'oignon » sont caractéristiques de cet organe : ce sont des anneaux simples ou à plusieurs feuillets concentriques, souvent groupés en formations arrondies (ce qui évoque assez bien la coupe transversale d'un oignon) (fig. 7). Certains voient là l'extrémité de neurones ou d'axones enroulés (CARLISLE, 1953). Enfin, une fine membrane enveloppe cet organe.

Dans la *medulla terminalis* existent plusieurs sortes de cellules : à côté des neurones ordinaires, d'autres plus grands, arrondis, de type neurosecréteur, sont disséminés dans le cortex de ce ganglion ; ils sont soit isolés, soit assemblés en groupes irréguliers, entremêlés de cellules nerveuses banales (fig. 8). L'un de ces groupes est constant par sa position antero-ventrale, à la périphérie de la *medulla* et sous la *pars distalis* de l'organe X. Il est distinct, compact et formé de grandes cellules à noyaux clairs, disposées en éventail. Deux nerfs partent de ce massif : l'un pénètre dans la medulla, y décrit une boucle, l'autre se dirige vers la partie distale du P.O. De nombreuses inclusions colorées par l'hemalun et par l'eosine marquent le point de départ de ces tractus ; elles sont aussi très denses sur les bords de cette formation, particulièrement sur le bord externe. La position de ce groupe cellulaire indique qu'il s'agit de la *pars ganglionaris* de l'organe X.

Enfin, toujours dans la *medulla terminalis*, un neurone géant (fig. 9) est parfaitement visible dans le plan dorsal du P.O. De forme ovoïde, il possède un gros noyau arrondi, clair, et un axone très net qui rejoint le centre du ganglion. Il est entouré de neurones d'une taille un peu supérieure à la moyen-

FIG. 8 — Cellules neurosécrétrices de la medulla terminalis.

ne. Parfois un second neurone de grande taille apparaît dans le quadrant voisin.

Le pédoncule oculaire de *Palaemon serratus* contient donc en plus des trois formations endocrines reconnues, la glande du sinus et les deux organes X, des cellules neurosecrétrices, moins constantes et moins étudiées, réparties dans les trois ganglions, mais abondantes surtout dans la *medulla terminalis*. S'il est possible d'effectuer l'ablation sélective de la glande du sinus ou de l'organe X (*pars distalis*), il me paraît difficilement réalisable d'enlever la *pars ganglionaris* qui est partie intégrante de la *medulla terminalis*. Les résultats obtenus après l'ablation de la glande du sinus ou de l'organe X (*pars distalis*) ou de ce complexe seront donc moins complets que les résultats entraînés par l'ablation totale du P.O. Il faudra se rappeler aussi en comparant les effets de ces opérations sur les crabes que, chez les Brachyoures, l'organe X est unique, entier et par conséquent peut être enlevé en totalité. Trois sortes de cellules neurosecrétrices caractérisent en effet habituellement l'organe X. Chez les Brachyoures où le pore sensoriel est peu développé ou absent, ces trois types de cellules se trouvent réunis dans un seul et même organe situé dans la *medulla terminalis*. Chez les Natantia, ces cellules se séparent en deux groupes : les cellules sphériques et celles qui contiennent les corps en bulbe d'oignon constituent, au voisinage du pore sensoriel, la *pars distalis* de l'organe X ; les cellules géantes de type $\beta$, toujours localisées dans la *medula terminalis*, forment la *pars ganglionaris* de cet organe X (CARLISLE et PASSANO, 1953). L'ablation chirurgicale de l'organe X n'aura donc pas la même signification, du moins quantitative, dans les deux groupes de Crustacés et l'ablation du complexe organe X-glande du sinus aura un effet plus voisin de celui de l'ablation pédonculaire totale chez les Brachyoures. L'organe X (*pars distalis*) que je me propose d'étudier chez *Palaemon serratus* n'est pas en résumé l'équivalent anatomique de l'organe X de *Uca, Sesarma* ou *Callinectes*, dont PASSANO (1951, 1953) a, le premier, reconnu l'action. C'est un inconvénient, mais c'est aussi un avantage.

FIG. 9 — Coupe au niveau du neurone géant.

DEUXIEME PARTIE

# COMPORTEMENT CHROMATIQUE

## HISTORIQUE

Les changements de couleur de la crevette *Hippolyte varians* que notait KROYER en 1842 furent à l'origine des observations sur le comportement chromatique des Crustacés. Un peu plus tard SARS (1867) découvrit les chromatophores sur *Mysis,* mais la première étude expérimentale fut faite par POUCHET (1872) : elle prouva que les changements de couleur étaient liés à la présence des yeux et l'inclina à envisager une transmission nerveuse de l'excitation aux chromatophores, hypothèse que sans succès plusieurs chercheurs tentèrent par la suite de démontrer.

C'est plus tard et presque simultanément que KOLLER (1927) et PERKINS (1928), ayant une fois de plus constaté l'absence d'influence directe du système nerveux sur les chromatophores, décelèrent l'importance du système circulatoire dans ce contrôle, le premier au moyen d'injections, dans des *Crangon* claires, de sang provenant de sujets sombres, le second par sections et ligatures de vaisseaux chez *Palaemonetes.* Ils conclurent au transport par le sang d'une substance capable de modifier l'état des chromatophores et cherchèrent à en situer l'origine. Par injections d'extraits de régions déterminées deux centres actifs furent localisés : les pédoncules oculaires, sources d'une substance éclaircissante et la région rostrale (chez *Crangon*) source d'une substance assombrissante.

Le contrôle hormonal du comportement chromatique ainsi mis en évidence, les recherches purent alors s'étendre aux divers groupes de Crustacés et s'orienter dans des directions différentes et précises : structure du système endocrine, rapport entre la vision et le fonctionnement hormonal, nature et mécanisme de réponse des chromatophores, influence des facteurs externes... Mais les différences nées des comparaisons n'ont pas toujours éclairci un problème d'autant plus obscur que les conditions expérimentales et les points de départ de ces recherches différaient.

Dans les pédoncules oculaires de deux Malacostracés, HANSTRÖM (1931-1937) décrivit deux glandes : la glande du sinus qu'il soupçonna être le siège de l'hormone chromactive et l'organe X. Ces deux formations furent retrouvées ensuite dans tous les groupes de Malacostracés. L'effet présumé de la glande du sinus sur les chromatophores fut confirmé par BROWN et ses élèves (1939), puis par PANOUSE (1946), qui parvinrent à extraire sélectivement cette glande. Le résultat de l'ablation est le blocage total des chromatophores à l'état d'expansion et l'impossibilité de toute adaptation par contraction.

Les recherches sur la substance chromactive du P.O. s'appuyèrent sur deux hypothèses : à l'hypothèse unitaire, formulée par ABRAMOWITZ (1937-1938), qui ne faisait intervenir qu'une seule hormone dans le contrôle des chromatophores, BROWN opposa bientôt (1941-1947) la théorie multiple, impliquant l'action de plusieurs substances. Si la première hypothèse a permis d'insister sur le rôle quantitatif de l'hormone en établissant son rapport activité-concentration, elle a souligné aussi l'importance de l'effecteur et des conditions de la réponse, c'est-à-dire des facteurs externes. Mais BROWN et ses collaborateurs, ayant réussi à séparer en fractions diversement actives des extraits de P.O. et de connectifs trito-cérébraux (1940-1941), conclurent à l'existence de plusieurs principes chromactifs. Les travaux de KNOWLES apportèrent à cette théorie des preuves décisives lorsqu'il découvrit les organes post-commissuraux (1951, 1953) et leur reconnut une influence sur les chromatophores. Ses expériences d'électrophorèse (1955) établirent la présence dans les extraits de ces organes de produits éclaircissants et d'au moins une substance assombrissante. FINGERMAN et ses élèves (1958) se sont depuis appliqués à démontrer que l'adaptation à un fond donné dépendait d'une concentration réciproque, c'est-à-dire du rapport des hormones antagonistes dans le sang.

Mais ces hormones sont encore mal connues. La présence de substances précurseurs susceptibles de se transformer en un matériel actif a été établie aussi bien dans les centres neurosecréteurs du P.O. que dans les organes post-commissuraux (au moins chez certains Crustacés). Ainsi des examens histologiques et histochimiques ont permis de reconnaître et de suivre la transformation du matériel hormonal depuis l'organe X jusqu'à la glande du sinus (BLISS et WELSH, 1952 ; DURAND, 1956 ; GABE, 1952 ; PASSANO, 1954). Expérimentalement, PASSANO (1953), après avoir réussi l'ablation de l'organe X sur les crabes, remarqua chez certains sujets un effet chromatique qui semblait consécutif à l'opération. De son côté, KNOWLES (1955) constata l'activité d'extraits

d'organes X prélevés sur *Palaemon* et traités par l'alcool.

En résumé, jusqu'à présent on savait que dans les P.O. de Crustacés supérieurs la glande du sinus avait une influence déterminante sur les chromatophores, mais l'existence établie de produits précurseurs dans l'organe X permettait de soupçonner un rôle éventuel de cette dernière glande dans les changements de couleur. Chez les Natantia, le problème est toutefois moins simple que chez les Brachyoures du fait du dédoublement de l'organe X, mais il est possible de vérifier expérimentalement si au moins l'une des deux parties, la *pars distalis*, possède ou non une action sur les mouvements des pigments.

Je dois signaler pour préciser et compléter ce résumé intentionnellement trop bref les mises au point de cette question données par : BROWN, 1948 ; CARLISLE et KNOWLES, 1959 ; KLEINHOLZ, 1942, 1957, 1961 ; KNOWLES et CARLISLE, 1956 ; PANOUSE, 1947 ; WELSH, 1961.

## LES CHROMATOPHORES

L'adaptation chromatique est la fonction qui permet à un Crustacé de s'harmoniser avec le milieu dans lequel il vit, notamment avec la couleur du fond. Les changements de couleur peuvent être de deux sortes : les uns lents, résultent de l'accumulation ou de la destruction des pigments dans les strates du tégument (BROWN, 1934) ; les autres, rapides, variables, sont produits par les mouvements des pigments à l'intérieur de structures spéciales, les chromatophores.

Ces éléments sont très tôt différenciés au cours du développement embryonnaire. Ils sont logés dans l'hypoderme, ont une structure syncitiale et contiennent des pigments (ils n'ont pas été l'objet de recherches récentes et leur connaissance nécessite actuellement une révision approfondie). Cependant on sait que chaque chromatophore est constitué par un groupe de cellules à plusieurs noyaux, entouré d'une membrane continue (DEGNER, 1912 ; FUCHS, 1913). De la masse centrale rayonnent des branches nombreuses, fines, ramifiées : les chromorhizes. Ce sont des canalicules dans lesquels circule la substance pigmentée avec un sens et une vitesse variables. Lorsque les chromatophores sont contractés, toute la masse colorée se trouve rétractée dans le noyau central. Ce n'est qu'à l'état d'expansion que cette masse remplit les chromorhizes. PARKER (1930) proposait deux hypothèses pour expliquer ce mouvement : soit l'écoulement de la masse protoplasmique et des pigments dans les chromorhizes, soit l'écoulement du pigment seul. La nature physique du pigment, qui peut-être totalement ou partiellement liquide ou granuleux, interviendrait dans ce phénomène. Il semble que les chromatophores puissent s'altérer. Ainsi il est difficile de distinguer les chromorhizes de chromatophores voisins lorsque l'expansion est très prolongée. CHASSARD (1961) a décrit des mouvements de chromatophores chez *Hippolyte varians*. Selon les besoins de l'adaptation, il pourrait y avoir des groupements de chromatophores formant des plages colorées et laissant des espaces dépigmentés. Je n'ai, pour ma part, remarqué de modifications de chromatophores que chez les animaux privés de leurs pédoncules oculaires et qui ont été conservés longtemps en élevage : les chromatophores du fond, quoique étalés, deviennent moins distincts, plus diffus, le pigment a aussi un aspect moins homogène. D'ailleurs, il y a décoloration progressive avec chaque mue et perte de pigment (les exuvies rejetées sont souvent teintées).

Les chromatophores peuvent contenir un ou plusieurs pigments. Dans le cas du polychromatisme, ces pigments ne se mélangent pas et se dispersent dans des chromorhizes distinctes. Selon leur richesse en chromatophores de types et de pigments différents, les Crustacés peuvent réaliser une harmonie de couleur plus ou moins parfaite avec le fond sur lequel ils vivent (homochromie réalisée par *Hippolyte varians*). Si l'assortiment des chromatophores et des pigments est réduit (c'est le cas de *Palaemon serratus*), les animaux ne peuvent que plus simplement s'accorder à la teinte du fond, s'éclaircissant sur un fond clair et s'assombrissant sur un fond sombre (homophanie). Chez *Palaemon serratus*, il existe trois sortes de chromatophores :

— Des chromatophores monochromatiques, petits et rouges, localisés dans les uropodes. plus denses sur les bords de ceux-ci.

— Des chromatophores dichromatiques contenant un pigment rouge et un pigment jaune. A l'état d'expansion, le pigment jaune diffuse plus loin que le pigment rouge qu'il auréole. Ces chromatophores se répartissent en deux catégories. Les uns dessinent sur le corps des bandes dont le schéma est constant et typique pour l'espèce ou ses variations géographiques. Chez l'espèce marocaine ces bandes sont toujours très apparentes : sur fond blanc, ces chromatophores ne sont jamais entièrement contractés sauf après une durée très longue d'adaptation. Les autres chromatophores que j'appellerai du « fond » par opposition aux premiers, dits des « raies », sont dispersés entre les bandes. Ils sont très sensibles, ont des variations amples et rapides. Contractés, ils sont à peine visibles à l'œil nu : l'animal est alors transparent avec une teinte jaunâtre et un semis de points rouges entre les raies. Ces deux catégories de chromatophores ont des réponses parallèles aux facteurs externes.

— des chromatophores dichromatiques, contenant un pigment central rouge et un pigment blanc-jaunâtre. Ils sont peu nombreux, mais ce sont les plus grands. Leur nombre et leur position sont fixes. Ils ne réagissent pas

aux excitations du milieu dans le même sens que les précédents.

Chez *Palaemon serratus,* on dénombre cinq pigments :

— un pigment rouge, qui est de l'astaxanthine ou un de ses esters (KÜHN et SORENSEN, 1938). Dans les chromatophores, elle se présente généralement sous forme non estérifiée ou conjuguée (carotènoprotéine, chromoprotéine) (BROWN, 1934). Par oxydation l'astaxanthine donne l'astacine, d'un rouge brillant, qui fût en fait le premier caroténoïde isolé chez les Crustacés (KÜHN, STENE, SORENSEN, 1939).

— un pigment jaune. LENEL (1953) a montré qu'il s'agissait chez *Carcinus* de xanthophylle et de β-carotène, provenant de l'alimentation. Ces corps ont été retrouvés chez la plupart des Crustacés. Il est probable que le pigment jaune de *Palaemon serratus* est de cette nature.

— un pigment blanc, qui n'est pas de la guanine (GWILLIAN, 1950), mais semble une ptérine (BUSNEL et DRILHON, 1948). On le retrouve non seulement dans les grands chromatophores dichromatiques, mais également dans les taches blanches des pleures des femelles incubantes.

— un pigment bleu qui diffuse dans les chromorhizes, après le retrait du pigment rouge. VERNE (1923) a reconnu qu'il s'agissait (chez la Langouste) d'un caroténoïde associé à une protéine, ce qui le rend hydrosoluble. On sait maintenant que le caroténoïde est de l'astaxanthine. WALD, NATHANSON, JENCKS et TARR (1948) ont étudié la dénaturation de ce pigment bleu.

— un pigment orange, formant des concrétions colorées sur les parois latérales du sixième segment abdominal. KNOWLES et CALLAN (1940) ont observé leurs mouvements. J'ai moi-même constaté que ces granulations changeaient d'aspect. Elles se réunissent ou se fragmentent, s'étoilent, sans qu'il y ait apparemment une relation avec des facteurs externes précis ou avec le cycle d'intermue, mais peut-être avec l'alimentation. Toutefois, ces changements sont longs et peuvent passer inaperçus. Des dépôts orangés similaires soulignent l'articulation des pattes.

**Disposition des chromatophores**

La distribution des raies de chromatophores sur le corps est un caractère génétique. Pourtant, si cette disposition pigmentaire est spécifique, elle admet des variations individuelles et des variations en rapport avec l'origine géographique des populations. Le schéma de cette disposition des chromatophores a déjà été donné pour *Palaemon serratus* par PANOUSE (1946). Mais par la suite, des différences fondamentales dans le comportement physiologique sont apparues entre les populations de *P. serratus* de Plymouth et de Roscoff. CARLISLE (1955) les a attribuées à leur origine géographique différente. A l'appui de cette hypothèse, il a montré qu'il existait des variations typiques dans la distribution des raies de chromatophores, permettant la distinction entre les populations de Plymouth, de Roscoff et de Concarneau. Pour cette raison, je pense qu'ici il est d'autant plus important de préciser ce caractère morphologique que la population de Rabat-Salé se trouve plus éloignée des précédentes.

Les crevettes que j'ai utilisées montrent un ensemble de lignes chromatophoriques très comparable à celui des crevettes de Roscoff et différent de celui qui a été décrit pour les populations de Plymouth et de Concarneau (fig. 10).

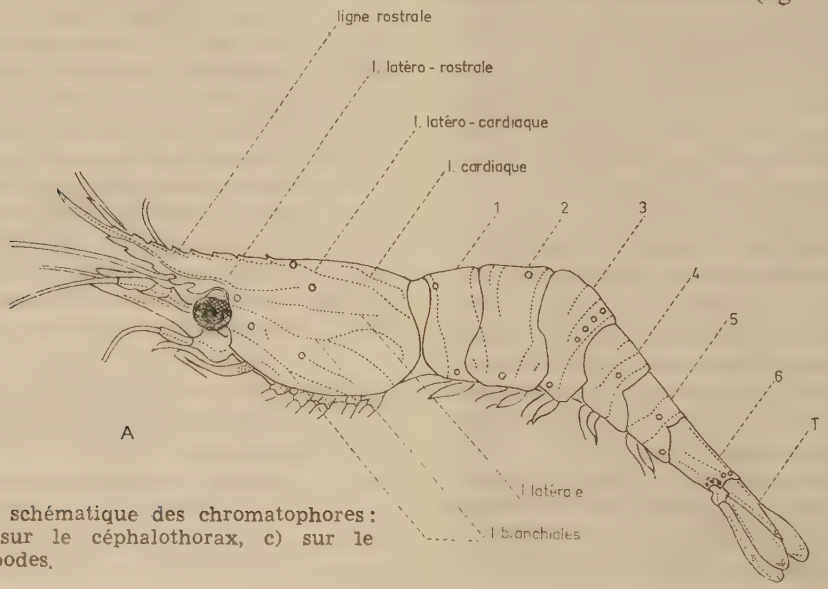



FIG. 10 — Répartition schématique des chromatophores : a) générale, b) sur le céphalothorax, c) sur le telson et les uropodes.

Etant donné la symétrie bilatérale de ces animaux, je ne décrirai qu'une seule moitié du schéma.

Sur le cephalothorax, les bandes se répartissent comme suit :

— une bande medio-dorsale qui suit le rostre et descend jusqu'à la moitié du cephalothorax.

et de chaque côté de cette bande medio-dorsale :

— une bande latéro-rostrale, légèrement plus courte et formant avec elle un angle aigu.

— une bande latérale, longitudinale, presque parallèle à la précédente, située vers le milieu du cephalothorax.

— une bande latéro-cardiaque oblique, partant du bord postérieur du céphalothorax, convergeant vers la base de la bande rostrale, c'est-à-dire à mi-hauteur du céphalothorax.

— une bande cardiaque, parallèle à la précédente, mais plus courte et plus dorsale.

— des bandes branchiales, tout à fait latérales, généralement trois, disposées longitudinalement. Celle qui est située le plus dorsalement et qui est la plus longue bifurque à mi-longueur une fois ou deux.

La bande medio-dorsale ne fusionne pas avec les bandes cardiaques comme chez les crevettes de Concarneau et seulement très rarement avec les bandes latéro-cardiaques comme chez celles de Plymouth et parfois celles de Roscoff. Il n'existe jamais de bande intermédiaire entre les lignes cardiaques et latéro-cardiaques (ces bandes se voient sur l'espèce de Concarneau et quelquefois sur celle de Plymouth). Les bandes cardiaques ont rarement tendance à se rejoindre (chose fréquente chez les crevettes de Concarneau). La bande latérale est droite, simple. Les bandes branchiales sont régulières et ne présentent que très peu ou pas du tout d'anastomoses entre elles.

D'une façon générale, il y a une nette tendance à la simplification des lignes, à leur parallélisme et à leur rectitude dans le sens longitudinal.

Les grands chromatophores blancs-rouges sont disposés sur le céphalothorax de la manière suivante :

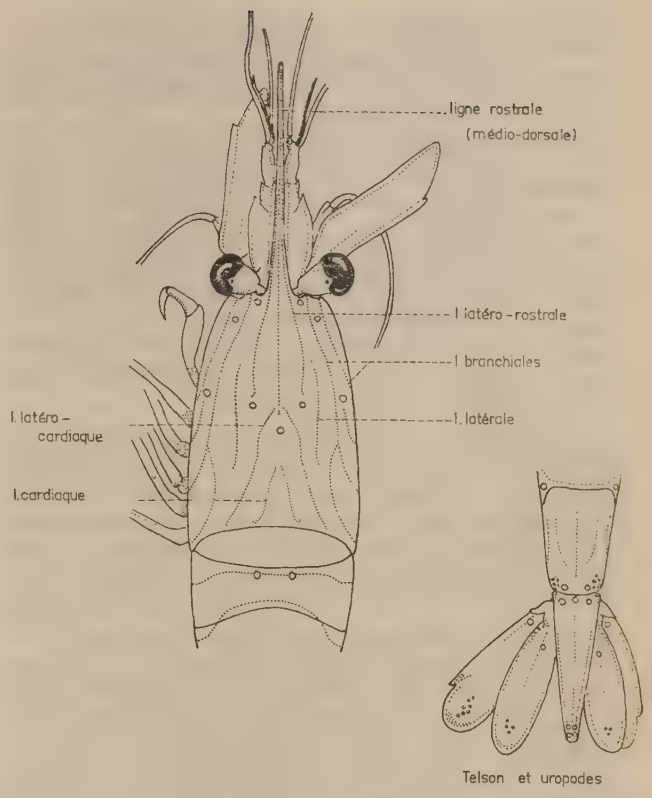
— un chromatophore au sommet des lignes cardiaques, simple dans 50 % des cas, absent ou double dans les autres cas.

— un chromatophore (cas rare) entre les lignes cardiaques, au bord du céphalothorax.

— un chromatophore, à la base postérieure de chaque ligne latéro-rostrale.

— un chromatophore sur le bord antérieur du céphalothorax, au sommet de chaque ligne latérale.

— de chaque côté, un, deux ou trois chromatophores branchiaux. Leur nombre est variable, mais il y en a généralement deux entre la première et la seconde lignes branchiales (les plus dorsales).




B C

Sur les segments abdominaux (fig. 10), les chromatophores rouges-jaunes ont une disposition tout à fait identique à celle des crevettes de Roscoff.

— Sur le premier segment, une ligne transversale de chromatophores suit le bord antérieur et donne deux bifurcations qui entourent incomplètement deux grands chromatophores blancs-rouges. Deux autres chromatophores sont symétriques dans la portion médiane du segment. Une ligne postérieure transversale descend très bas sur les pleures et se poursuit sur les lobes pleuraux du deuxième segment.

— Le deuxième segment comporte trois lignes transversales : une antérieure, courte ; une médiane plus longue ; une postérieure, incurvée, descendant au bas des pleures. Deux petits fragments de bandes existent sur les bords externes des pleures. En outre, deux ou quatre grands chromatophores sont disposés sous la bande médiane, tous centraux.

— Le troisième segment comporte les trois mêmes lignes chromatophoriques et une série de six, huit ou plus, grands chromatophores, formant un demi-anneau médian.

— Les quatrième et cinquième segments ont chacun les trois lignes classiques, mais il n'y a plus que deux grands chromatophores sous la bande médiane.
— Le sixième segment, plus allongé, est marqué de cinq bandes longitudinales, les trois dorsales convergent incomplètement vers la base du telson. C'est sur ce segment, latéralement, que se trouvent les plages granuleuses orangées, soulignées par des amas de chromatophores jaunes-rouges.
— Le telson, conique, allongé, est également orné de trois bandes longitudinales : une médiane et deux latérales.

Les pleures sont marqués près du bord d'un grand chromatophore central blanc-rouge. Les appendices sont conformes à ceux que PANOUSE (1946) a décrits chez les *Palaemon* de Roscoff, avec cependant quelques petites variations. L'antenne a deux fouets très colorés par de longs chromatophores rouges et une base bordée du côté interne par une bande un peu plus épaisse que celle du côté externe. Dans l'antennule, quatre bandes longitudinales, dont une presque effacée, marquent l'écaille. Le fouet est décoloré. Les pièces buccales n'ont que quelques chromatophores isolés, un peu plus denses sur les bords. La lèvre supérieure est soulignée d'un trait épais de chaque côté. Les pattes sont ornées de chromatophores sur la face externe, plus abondants vers les articulations où ils sont mêlés de plages oranges. A la base des pattes, quelques chromatophores font tache.

Les pleopodes ont, eux, deux taches externes, réunies d'une façon mal définie à leur base. Les bords de chaque rame sont soulignés d'une bande étroite sous les soies. L'exopodite des uropodes présente une bande le long du bord et deux amas postérieurs sous les soies ; l'endopodite ne possède qu'un petit amas antérieur ; son bord est parcouru par une ligne de chromatophores et il est marqué d'un trait médian.

**Evaluation du degré d'expansion des chromatophores**

Les mouvements des pigments ne peuvent être évalués qu'au moyen d'une échelle arbitraire de notation. Dans ce travail, j'ai utilisé l'échelle de PANOUSE (1946), (fig. 11). Je la rappelle brièvement :

— degré 0 : contraction maximale ; les pigments sont rassemblés en boule.
— degré 1 : le pigment rouge a une forme lobée ; le pigment jaune présente quelques bras colorés.
— degré 2 : le pigment rouge s'étoile ; les branches du pigment jaune bifurquent.
— degré 3 : les centres s'épaississent, la ramification est plus poussée.
— degré 4 : les chromatophores apparaissent comme des oursins, mais restent distincts les uns des autres.
— degré 5 : dispersion maximale ; la coloration est diffuse, presque sans espace vide de pigment ; les chromorhizes de chromatophores voisins s'enchevêtrent.

Pour être valables, les mesures d'étalement chromatophorique ont toujours été relevées au même endroit : sur les bandes transversales des deux premiers segments abdominaux pour les raies et entre celles-ci pour le « fond ».

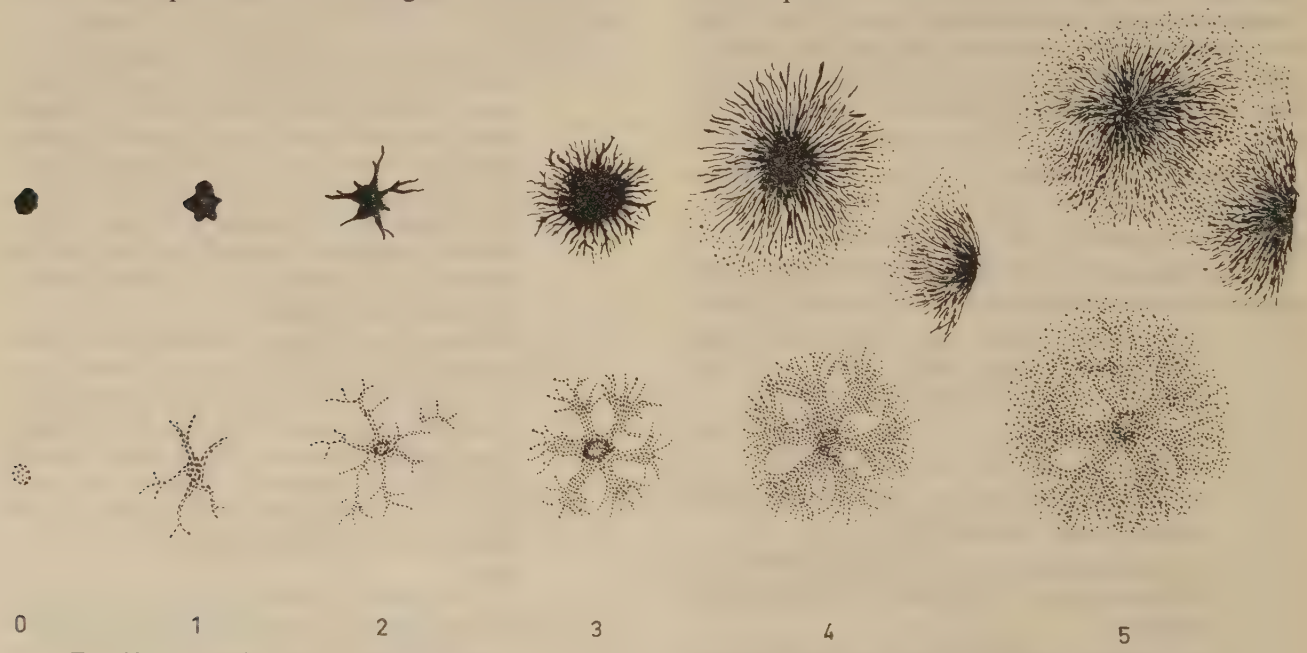



FIG. 11 — Echelle des indices d'expansion des chromatophores (d'après PANOUSE, 1946). (En bas : pigment jaune ; au haut : pigment rouge).

### OBSERVATIONS

Avant d'étudier l'action du complexe hormonal du pédoncule oculaire dans le contrôle de la coloration, il est indispensable de bien connaître le comportement chromatique normal des crevettes et de déterminer dans la mesure du possible les variations produites par les fluctuations naturelles des milieux externe et interne. En effet, si les chromatophores peuvent réagir rapidement à des variations soudaines d'éclairage, de température, de couleur du fond... et revenir très vite à leur état initial dès la fin de l'excitation, le maintien de celle-ci sur une longue durée entraîne une adaptation progressive et durable. Cette adaptation se trouve liée aux rythmes qui marquent la vie de l'animal, comme le rythme diurne et le cycle d'intermue.

Pour que tous les effets qu'entraînerait l'ablation de la glande du sinus ou de l'organe X puissent se manifester, les sujets opérés seront gardés longtemps en élevage. Il faut donc établir une base de comparaison pour ces expériences. J'étudierai chez des sujets normaux les modalités d'une adaptation prolongée à un fond blanc ou noir (c'est-à-dire la déformation dans le temps du rythme nycthéméral). Comme la progression de la crevette dans le cycle d'intermue se poursuit parallèlement à cette adaptation pendant la période d'observation, je me suis aussi proposé de vérifier l'influence des stades d'intermue sur l'amplitude des mouvements pigmentaires.

#### Influence de la durée d'adaptation sur le rythme diurne

STEPHENSON (1934) avait déjà noté les changements de coloration de la crevette *Palaemon serratus* au cours de la nuit. PANOUSE (1946) a le premier donné la courbe du mouvement suivi par les chromatophores de cette crevette au cours de l'alternance jour-nuit, dans les conditions normales et par maintien à l'obscurité.

Mes observations sont très comparables aux siennes : les seules différences sont quantitatives, les crevettes de Rabat variant entre des limites moins écartées que celles de Roscoff.

Sur fond blanc éclairé, à une température moyenne de 16 à 17°, les crevettes sont claires. Durant la journée, le fond de coloration est transparent, légèrement jaunâtre et il apparaît semé de points bruns qui marquent l'emplacement des chromatophores contractés. Le pigment rouge oscille autour de la contraction maximale, le pigment jaune entre 1 et 2. Les autres chromatophores, sur les raies, ont un étalement plus poussé, variant pour le rouge autour de l'indice 2 et pour le jaune du 3. Le dessin de ces raies est très net sur le corps. Un examen des mêmes animaux, la nuit, montre que la transparence est encore plus grande. Les raies notamment sont moins distinctes. Dans ces chromatophores, le pigment rouge tend vers 1, le jaune vers 1 ½.

Sur fond noir éclairé, les chromatophores des raies et du « fond » présentent, au cours de la journée, une dispersion notable, conférant ainsi à l'animal une teinte brun-rougeâtre ou brun-verdâtre, dûe à la superposition de la couleur rouge et de la couleur jaune des pigments étalés et à la diffusion de pigment bleu. Il semblerait que ce pigment bleu soit un sous-produit du pigment rouge, car il apparaît lorsque ce dernier se retire des chromorhizes. Or les pigments dans les chromatophores ne sont pas parfaitement immobiles. L'étalement moyen des pigments rouges est d'environ 4 pour les raies et de 2 ½ à 3 pour le « fond ». Le pigment jaune est plus dispersé, très voisin de 5. Au cours de la soirée, la teinte bleue se précise. Les chromatophores se concentrent ; la nuit, la teinte s'éclaircit et l'indice du pigment rouge tombe un peu au-dessous de 4 pour les raies, de 3 pour le « fond ». Les pigments jaunes se concentrent aussi. Mais la contraction nocturne pour les animaux placés sur fond noir, quoique évidente, n'atteint pas le degré relevé chez les animaux habitués au fond blanc.

C'est cette alternance régulière de contraction nocturne et de dispersion diurne que l'on appelle le rythme diurne de l'animal. PANOUSE a montré que ce rythme est inhérent à l'animal et se conserve à l'obscurité totale, mais la courbe en est irrégulière. Toutefois, la phase nocturne est toujours distincte de la phase diurne. En maintenant les crevettes à l'obscurité totale plus de un mois, PANOUSE a pu enregistrer au début la persistance de ce rythme, puis son dérèglement progressif allant jusqu'à des inversions de phases, et enfin une sorte d'amortissement : il constate la diminution de capacité de réaction des chromatophores. Les différences entre animaux préalablement adaptés au fond noir et au fond blanc s'estompent également.

Il était intéressant de savoir si, dans les conditions normales d'alternance jour-nuit, une adaptation de longue durée à un fond donné troublait aussi ce rythme interne et dans quelles conditions.

L'observation a porté sur une série de 24 crevettes mâles, prises au stade C (anciennement C $\beta$), d'une taille comprise entre 60 et 65 mm, placées sur fond blanc, et d'une autre série identique placée sur fond noir. Les mesures d'étalement chromatophorique furent prises toutes les deux heures pendant un cycle de 24 heures, le troisième, le sixième et le treizième jours. Un examen des stades d'intermue au treizième jour a montré que, pour cette époque, de nombreux animaux se trouvaient encore au stade C.

Sur fond blanc (fig. 12), pour le pigment rouge des raies, par exemple, l'expansion matinale commence de plus en plus tard et la contraction nocturne de plus en plus tôt, au fur et à mesure que croît la durée de l'adaptation. Simultanément l'indice des chromatophores baisse : la contraction devient plus forte, la nuit, et l'expansion plus faible au cours de la

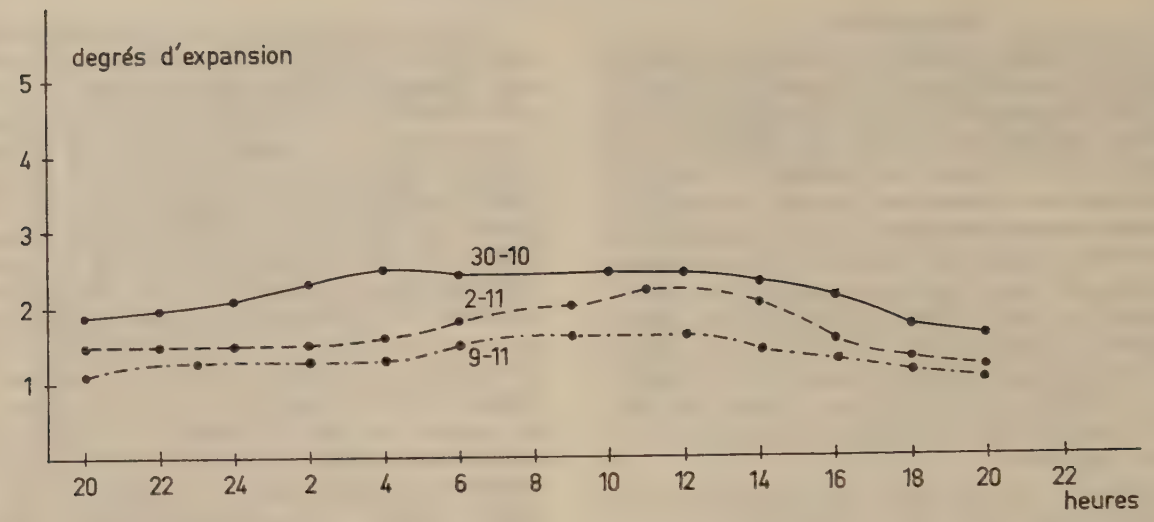



FIG. 12 — Influence de la durée d'adaptation à un fond blanc sur le rythme diurne des chromatophores rouges des raies.

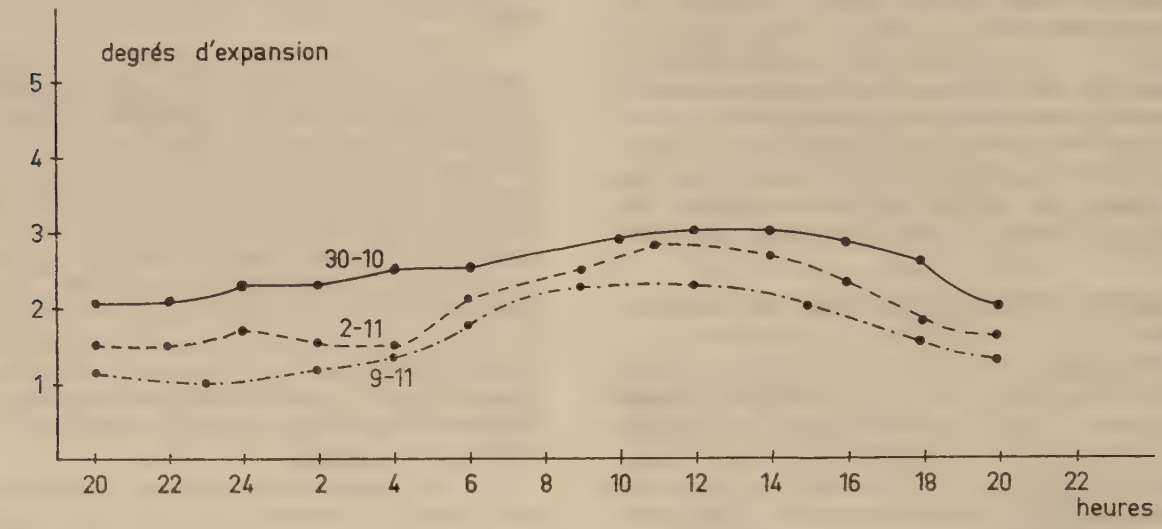



FIG. 13 — Influence de la durée d'adaptation à un fond blanc sur le rythme diurne des chromatophores jaunes des raies.

journée, en fonction de la durée de maintien sur ce fond. Les pigments jaunes suivent ce schéma également, mais d'une façon un peu moins caractéristique (fig. 13).

Au cours d'une adaptation prolongée sur fond blanc, l'indice d'expansion diurne des chromatophores tend donc à s'abaisser progressivement avec le temps. La durée de l'expansion se raccourcit également. La phase diurne s'efface graduellement au profit de la phase de contraction nocturne.

Sur fond noir éclairé, en suivant l'adaptation des chromatophores rouges des raies (fig. 14), on voit que le degré de dilatation des pigments pendant la journée est de plus en plus élevé. L'écart entre cet indice et celui de la concentration nocturne diminue progressivement. En même temps, la durée de la phase d'expansion des chromatophores croit au détriment de celle de leur contraction. Les pigments jaunes des raies (fig. 15) se comportent de la même façon et le fait est encore plus significatif pour les chromatophores rouges et jaunes du « fond » (fig. 16 et 17).

Au cours d'une adaptation prolongée au fond noir, tout se passe en sens inverse du cas précédent. La phase diurne d'expansion augmente à la fois par sa durée et par l'indice des chromatophores. De plus, les pentes des courbes sont adoucies, indiquant un amortissement dans la vitesse de réaction. Il y a tendance à la disparition du palier de contraction nocturne.

*Discussion*

L'existence de deux principes, l'un éclaircissant, l'autre assombrissant est maintenant établie chez plusieurs Crustacés supérieurs (*Uca, Cambarellus, Palae-*

*monetes, Palaemon, Squilla...*). Jusqu'à ces dernières années, bien qu'elles aient été connues, l'on a fait peu intervenir les substances assombrissantes dans les changements de couleur. On s'accordait en effet à penser que l'assombrissement du tégument dépendait de l'absence d'hormone éclaircissante plutôt que de l'action de substances dispersantes du pigment. Cela tient au défaut d'une vérification expérimentale de l'activité *in situ* des organes post-commissuraux, des connectifs perioesophagiens et de la chaîne nerveuse ventrale, bien que l'efficacité des extraits de ces organes sur les pigments ait été démontrée d'une manière très significative.

Une substance B qui disperse les petits chromatophores rouges (mais concentre les grands) a été trouvée chez *Palaemon serratus* (KNOWLES, 1955) dans les organes post-commissuraux. Mais la crevette possède un assortiment de principes éclaircissants plus riche à la fois dans ses pédoncules oculaires et dans ses organes post-commissuraux (substance A, active sur tous les chromatophores, substances mobiles $\alpha$, actives sur les petits chromatophores seulement). En admettant que la substance dispersante ait un rôle très actif dans les changements de couleur, dans le cas présent d'une adaptation à long terme, il y a stimulation de la synthèse et de la libération

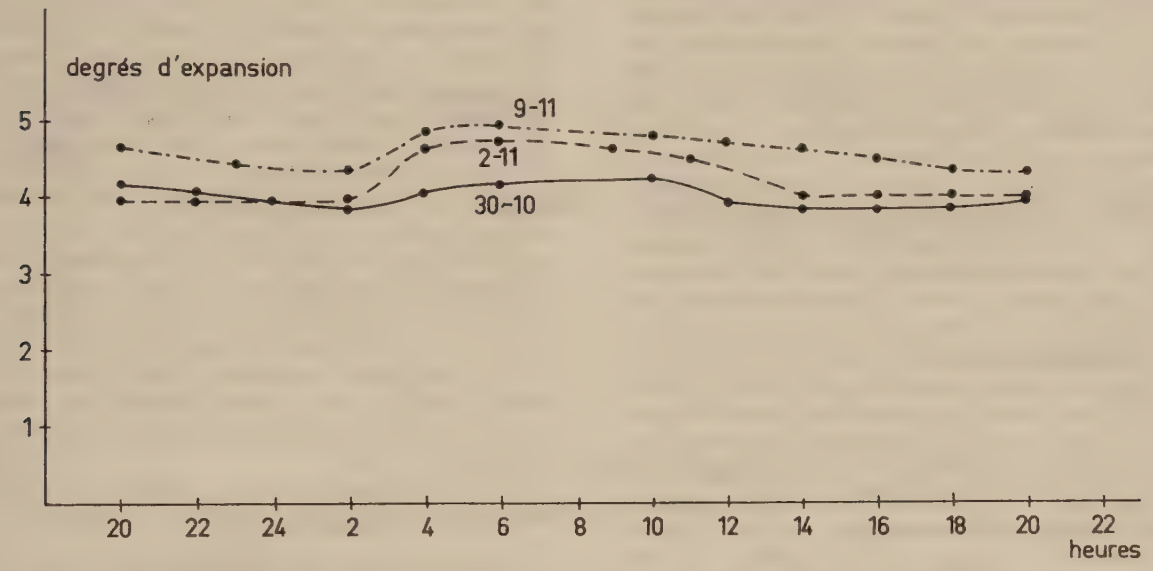



FIG. 14 — Influence de la durée d'adaptation à un fond noir sur le rythme diurne des chromatophores rouges des raies.

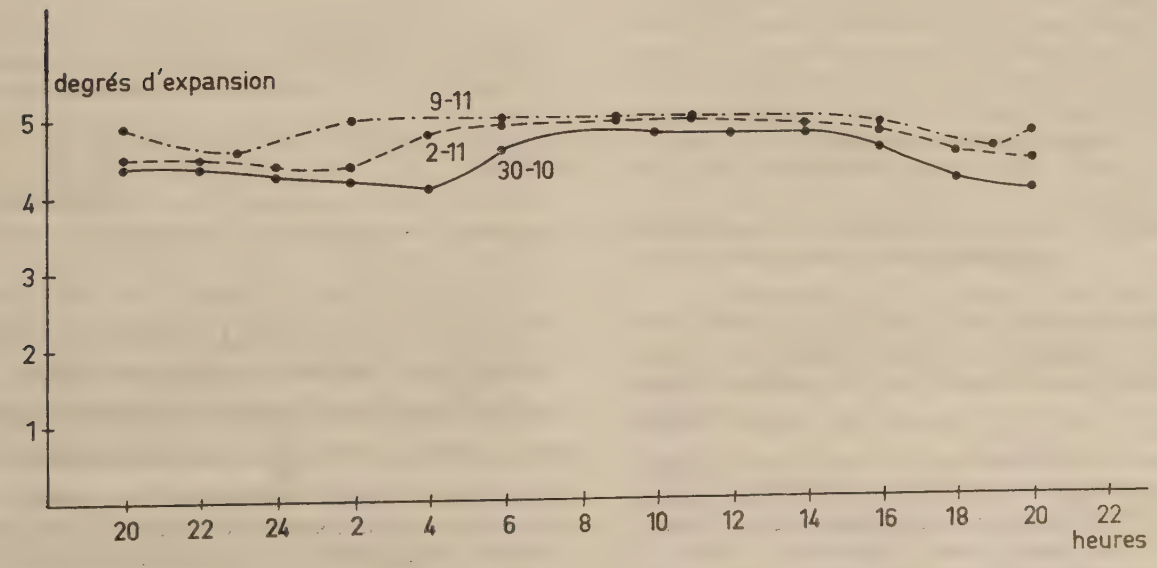



FIG. 15 — Influence de la durée d'adaptation à un fond noir sur le rythme diurne des chromatophores jaunes des raies.

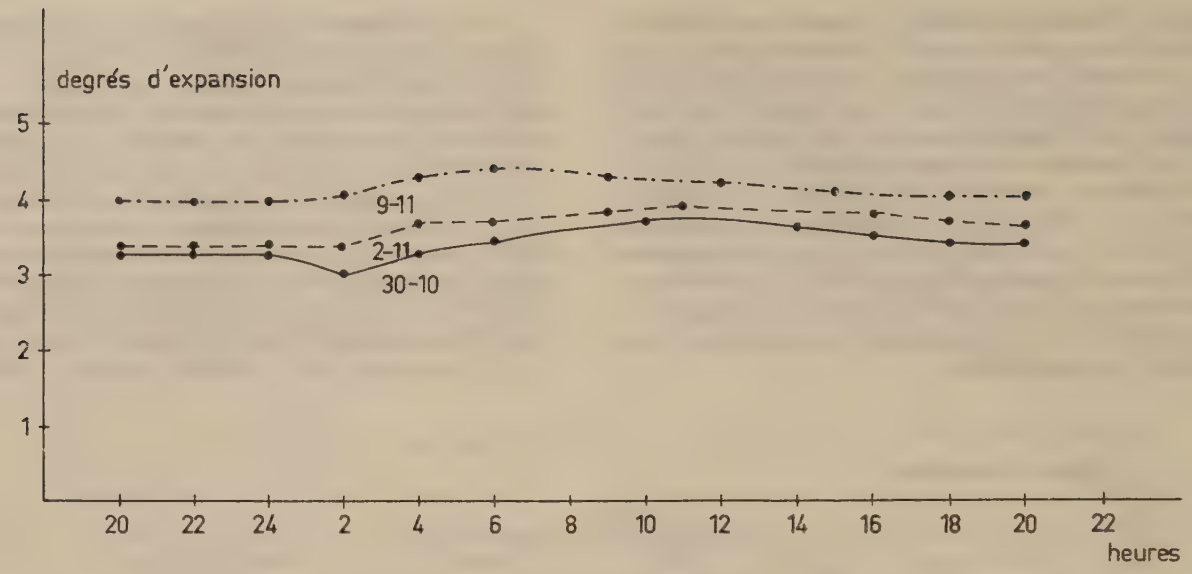



FIG. 16 — Influence de la durée d'adaptation à un fond noir sur le rythme diurne des chromatophores rouges du « fond ».

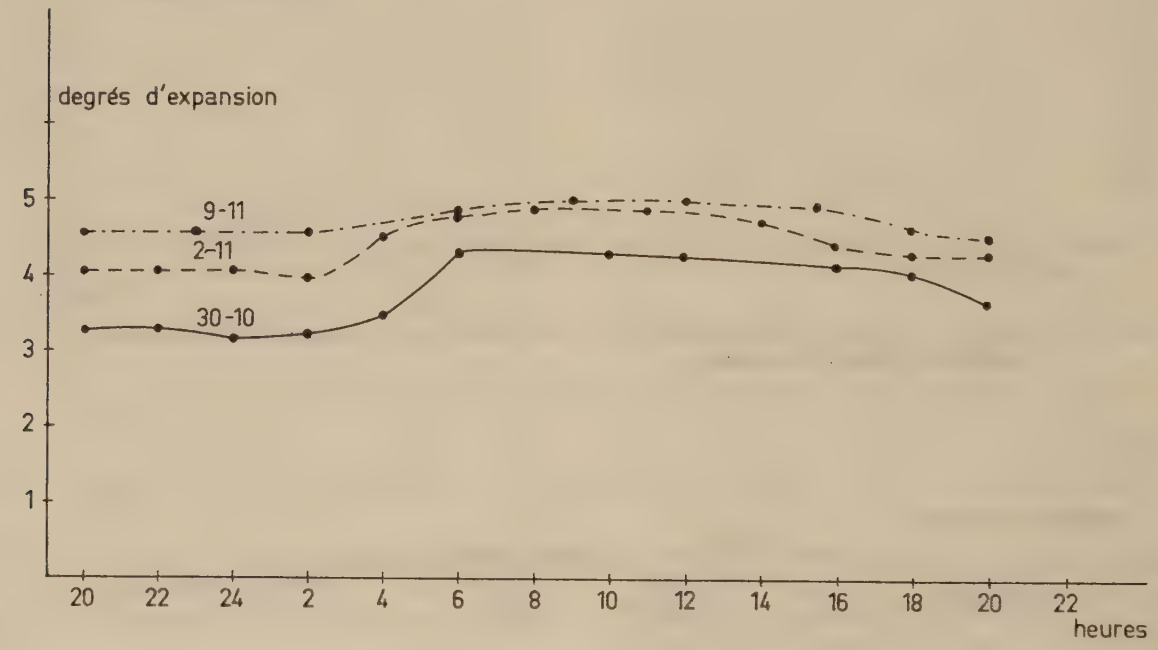



FIG. 17 — Influence de la durée d'adaptation à un fond noir sur le rythme diurne des chromatophores jaunes du « fond ».

de chaque hormone par le fond qui lui correspond. Le degré d'adaptation est alors fonction du rapport du principe assombrissant B à la substance éclaircissante A, soit $\frac{B}{A}$. (Je trouve plus simple d'utiliser les lettres dont KNOWLES s'est servi pour désigner les fractions actives séparées par électrophorèse, que les initiales de termes plus généraux comme E ou L pour « éclaircissant » ou « lightening », A ou D pour « assombrissant » ou « darkening ». Par ailleurs cela évitera une confusion fâcheuse avec d'autres facteurs ainsi désignés et que j'utiliserai par la suite). Quand $\frac{B}{A}$ croît (adaptation au fond noir éclairé), l'expansion diurne est allongée, la contraction nocturne est raccourcie. Quand $\frac{B}{A}$ décroît (adaptation au fond blanc éclairé), c'est l'inverse qui se produit. Mais l'élaboration et la libération de l'hormone antagoniste de celle qui est utilisée, si elles sont freinées ne sont pas nulles pour autant. Cela explique la persistance du rythme nycthéméral. La plus grande partie des hor-

mones non utilisées dans l'adaptation à un fond donné est alors accumulée dans des organes de réserve comme les organes post-commissuraux, les connectifs perioesophagiens, la chaîne nerveuse ventrale. FINGERMAN (1957-1959) a pu mettre en évidence ce fait par des expériences d'injections sur *Uca, Cambarellus, Palaemonetes*. La diminution ou l'augmentation de l'indice des chromatophores au cours de l'adaptation est une conséquence non seulement directe de la libération de l'hormone d'adaptation à ce fond, mais aussi de la baisse d'influence de l'hormone inverse. Il faut noter aussi que les changements dans le rythme nycthéméral sont marqués à l'aube et dans l'après-midi pour les deux sortes d'adaptation. Or pendant la nuit, la quantité totale de lumière reçue par l'œil ou E (Lum. incid. + Lum. réfl.) est nulle. On doit donc admettre que c'est l'adaptation préalable à l'un des fonds au cours de la journée précédente qui dicte le taux hormonal du jour suivant. Synthèse et libération des hormones peuvent donc ne pas être simultanées. En reprenant l'hypothèse de PANOUSE (1946) qui me semble bien rendre compte des faits, E serait responsable de la synthèse de l'hormone éclaircissante A, et le facteur lumineux différentiel D (Lum. incid. — Lum. réfl.) de l'inhibition de la libération de cette hormone (je pense que cela pourrait être la libération de B, susbtance antagoniste de A). Pourtant, on pourrait penser que certains stimuli entraînent la libération simultanée d'hormones antagonistes.

Dans la journée, sur fond blanc éclairé, E est élevé, D tend vers O, les chromatophores sont contractés, mais la contraction n'est pas absolue ($\frac{B}{A}$ n'est pas nul). Sur fond noir éclairé, E décroît, tend vers $\frac{E}{2}$, D augmente, les chromatophores seront d'autant plus étalés que $\frac{B}{A}$ sera grand.

La nuit, E et D sont nuls, les chromatophores sont contractés, mais demeurent conditionnés par leur adaptation précédente, c'est-à-dire par la valeur du rapport $\frac{B}{A}$ au cours du jour précédent et par le rythme interne.

Evidemment cette hypothèse accorde un rôle déterminant à la substance A, mais je ne crois pas que les deux principes aient une efficacité égale sur les chromatophores. Il apparaît aussi dans cette expérience que la vitesse de synthèse et de libération des hormones ne reste pas constante. Quoique les conditions externes (principalement l'éclairage) aient peu varié d'un jour à l'autre durant l'expérience, le rythme nycthéméral s'amortit avec le temps. La durée prolongée de l'excitation accélère et amplifie les mécanismes de synthèse et de libération de l'hormone d'adaptation.

Comment se fait cette adaptation morphologiquement ? Il y a d'abord un mouvement du pigment, contraction ou expansion, mais il semble qu'il y ait d'autres modifications. Comme FINGERMAN (1957) sur *Cambarellus,* j'ai remarqué qu'à la longue, les chromatophores très dispersés sur fond noir n'avaient plus une individualité bien précise : leurs chromorhizes fort divisées apparaissent comme des filaments très fins et sont complètement enchevêtrées. Le pigment semble pulvérisé. En outre, FINGERMAN attribue à une augmentation du taux du pigment, le fait que ces chromatophores, longtemps dispersés, ne puissent, après transfert sur fond blanc, se concentrer totalement : ils demeurent dans un état d'expansion intermédiaire. C. CHASSARD (1962) a, justement sur *Palaemon serratus,* observé la variation du taux du pigment : baisse ou accroissement du pigment rouge-jaune selon que la couleur du fond est blanche ou noire. Elle a aussi constaté la variation du nombre des chromatophores et de leur topographie : réduction sur fond blanc, augmentation sur fond noir. Les chromatophores des raies semblent toutefois plus stables. Je n'ai pas moi-même relevé de changement dans le nombre des chromatophores, mais j'ai constaté dans des expériences d'ablations que le taux du pigment pouvait baisser dans la carapace déjà par perte dans les exuvies rejetées à la mue. Ainsi, à chaque mue, la couleur du pigment rouge vire de plus en plus à l'orangé.

**Influence du stade d'intermue sur l'adaptation chromatique**

Lorsque l'on procède à une expérience de longue durée, les crevettes qui ont été choisies à un stade d'intermue déterminé ne se retrouvent pas au terme de l'expérience au stade initial : elles ont évolué vers la mue et parcouru un certain nombre d'étapes physiologiques. Dans une étude à long terme, cette progression physiologique peut influencer la vitesse et le degré des mécanismes adaptatifs. Ainsi le transfert d'un animal d'un fond blanc à un fond noir ou vice-versa n'est ni également rapide, ni également prononcé aux divers stades d'intermue.

Le mouvement des pigments a été étudié à 4 stades différents, B, C, $D'_1$, $D'''_1$, par transfert d'un fond à l'autre. Les observations ont porté chaque fois sur 10-12 individus, de sexe mâle et de taille identique.

a) *transfert du fond blanc au fond noir* (fig. 18, 19, 20, 21)

Pour les raies, la différence entre l'indice initial et l'indice final des chromatophores est :

| | | |
|---|---|---|
| pour le pigment rouge, au stade B : | 1,25 ± 0,5 ; | pour le pigment jaune : 1,2 ± 0,5 |
| au stade C : | 1,04 ± 0,3 ; | 0,9 ± 0,2 |
| au stade $D'_1$ : | 0,8 ± 0,4 ; | 0,7 ± 0,4 |
| au stade $D'''_1$ : | 0,7 ± 0,3 ; | 1,00 ± 0,4 |

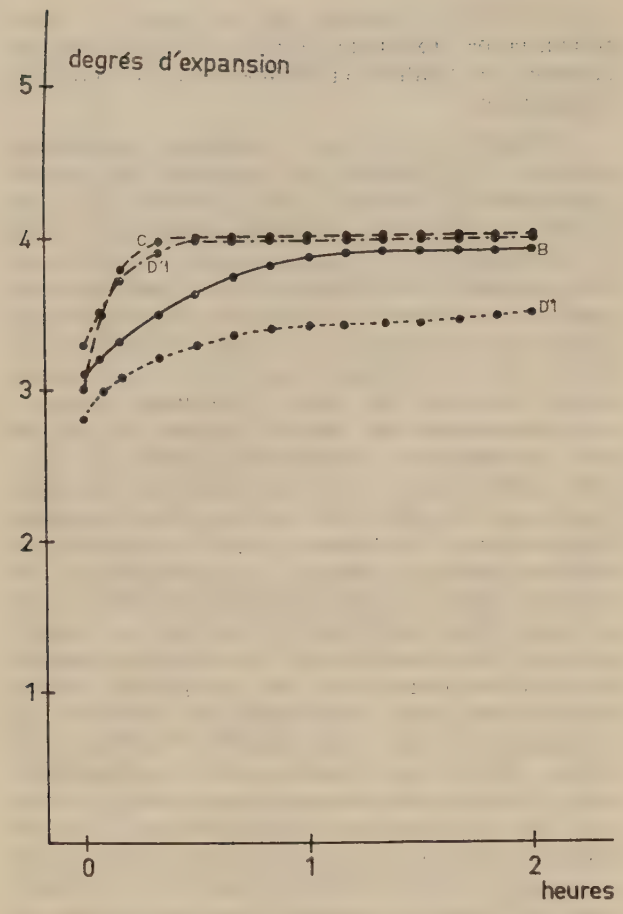



FIG. 18 — Influence du stade d'intermue sur l'adaptation des chromatophores rouges des raies par passage du fond blanc au fond noir.

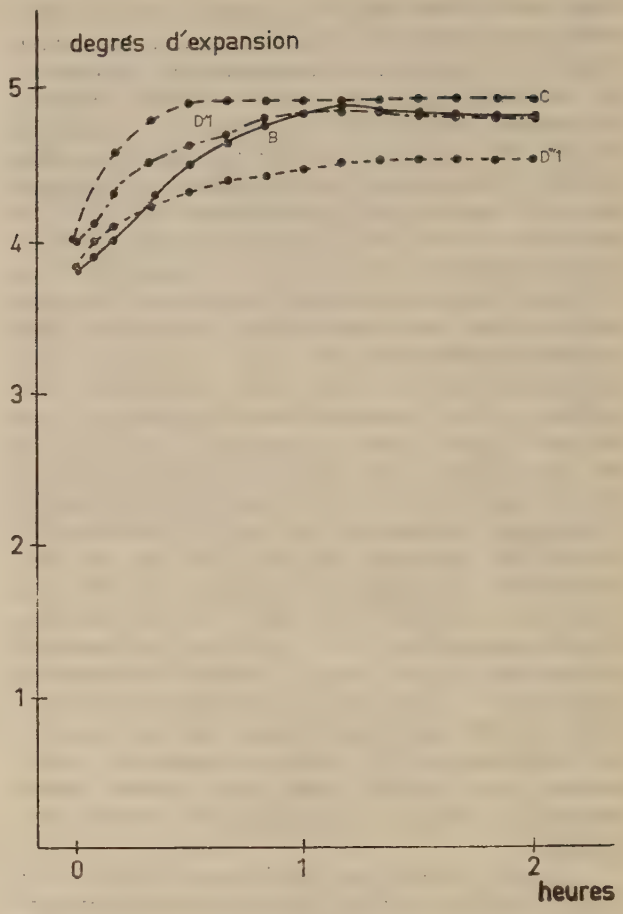



FIG. 19 — Influence du stade d'intermue sur l'adaptation des chromatophores jaunes des raies par passage du fond blanc au fond noir.

Pour le « fond », cette différence est plus accusée :

| | | | |
|---|---|---|---|
| pour le pigment rouge, au stade B : | 3,2 ± 1,0 ; | pour le pigment jaune : | 3,1 ± 0,5 |
| au stade C : | 2,3 ± 0,7 ; | | 2,1 ± 0,9 |
| au stade $D'_1$ : | 2,1 ± 1,5 ; | | 1,2 ± 1 |
| au stade $D'''_1$ : | 2,1 ± 0,7 ; | | 2,3 ± 0,7 |

b) *transfert du fond noir au fond blanc* (fig. 22, 23, 24, 25)

Sur les raies, l'amplitude du mouvement est :

| | | | |
|---|---|---|---|
| pour le pigment rouge, au stade B : | 1,6 ± 0,7 ; | pour le pigment jaune : | 1,5 ± 0,6 |
| au stade C : | 1,0 ± 0,6 ; | | 1,2 ± 0,3 |
| au stade $D'_1$ : | 1,1 ± 0,3 ; | | 1,2 ± 0,4 |
| au stade $D'''_1$ : | 0,8 ± 0,5 ; | | 1,2 ± 0,3 |

Les pigments du « fond » ont une variation d'indice de :

| | | | |
|---|---|---|---|
| pour le pigment rouge, au stade B : | 2,1 ± 0,7 ; | pour le pigment jaune : | 3,3 ± 0,8 |
| au stade C : | 2,6 ± 0,8 ; | | 2,9 ± 0,8 |
| au stade $D'_1$ : | 2,1 ± 1 ; | | 2,4 ± 0,8 |
| au stade $D'''_1$ : | 2,6 ± 0,4 ; | | 2,2 ± 0,7 |

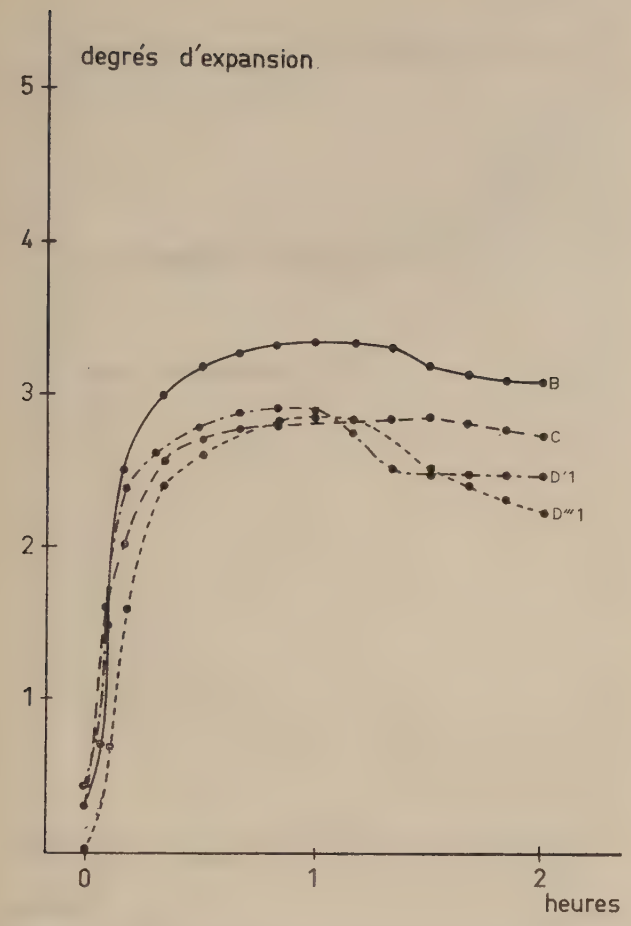



FIG. 20 — Influence du stade d'intermue sur l'adaptation des chromatophores rouges du « fond » par passage du fond blanc au fond noir.

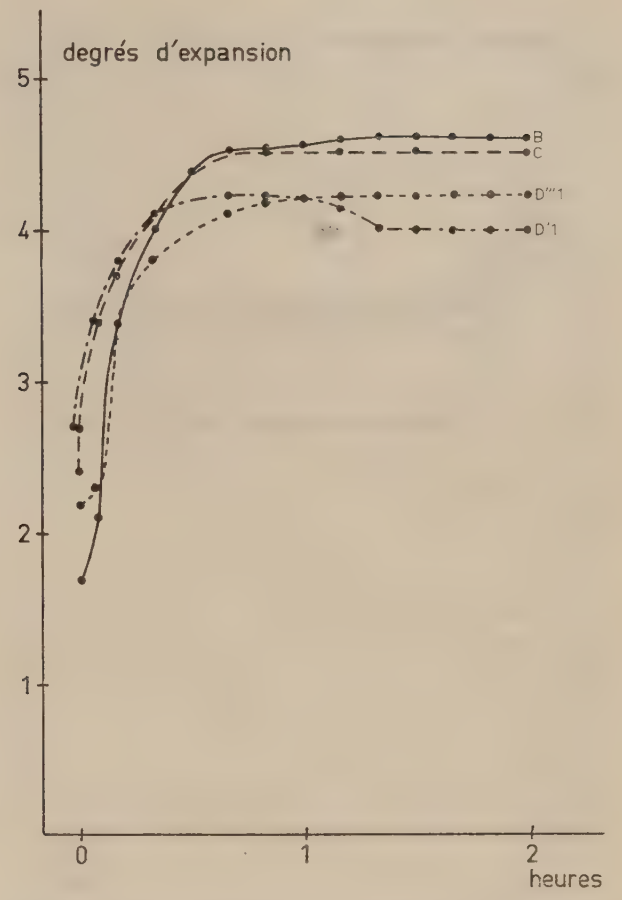



FIG. 21 — Influence du stade d'intermue sur l'adaptation des chromatophores jaunes du « fond » par passage du fond blanc au fond noir.

*Discussion*

Plusieurs remarques sont à faire au sujet de cette expérience.

1) Tout d'abord, les différences dans l'amplitude des mouvements pigmentaires sont très faibles entre les quatre stades examinés.

2) les chromatophores des raies et du « fond » ne réagissent pas exactement de la même manière. L'amplitude des variations est bien plus grande pour les chromatophores du « fond » que pour ceux des raies. Les mouvements du pigment jaune, quoique plus difficiles à évaluer, se font dans le même sens que ceux du pigment rouge.

3) La concentration des pigments des raies est plus forte que leur expansion. Ce fait pourrait s'expliquer par la synthèse plus active de l'hormone éclaircissante (A) sur le fond blanc éclairé ; elle générait l'expansion.

4) Sur les raies, les chromatophores ont un pouvoir de contraction et d'expansion plus grand au stade B qu'au stade D, mais la diminution de ce pouvoir est plus marquée entre les stades B et C qu'entre les stades C et D. Quant aux chromatophores rouges du « fond », leur variation d'indice produite par une contraction est plus petite en B et en $D'_1$ qu'en C et $D''_1$. C'est l'inverse pour l'expansion. Le pigment jaune ne présente pas ces variations : en effet son pouvoir d'expansion et de contraction baisse de B en D.

D'une manière générale, les chromatophores ont au stade D une faculté d'adaptation moins grande. B. et M. SCHEER (1954) ont constaté que les pigments rouges de *P. serratus* (méditerranéenne) sont plus étalés au stade D qu'au stade B, sur un fond gris éclairé. Cet accroissement de la dispersion apparait dès le stade C et se maintient à peu près sans changement pendant toute la durée du stade D. Ces auteurs remarquèrent en outre que la mue est d'autant plus tardive que les chromatophores sont concentrés. J'ai noté aussi que sur fond blanc ou sur fond noir éclairés, les chromatophores sont initialement plus dispersés en D qu'en B. C. CHASSARD (1958) a fait la même observation sur *Leander squilla*. Tout ceci concorde avec l'hypothèse de B. et M.

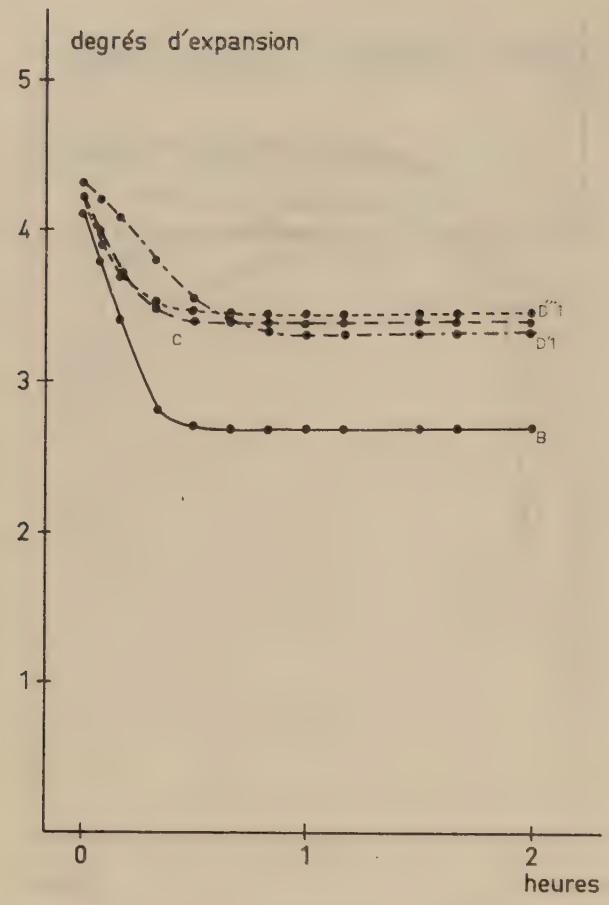



FIG. 22 — Influence du stade d'intermue sur l'adaptation des chromatophores rouges du « fond » par passage du fond noir au fond blanc.

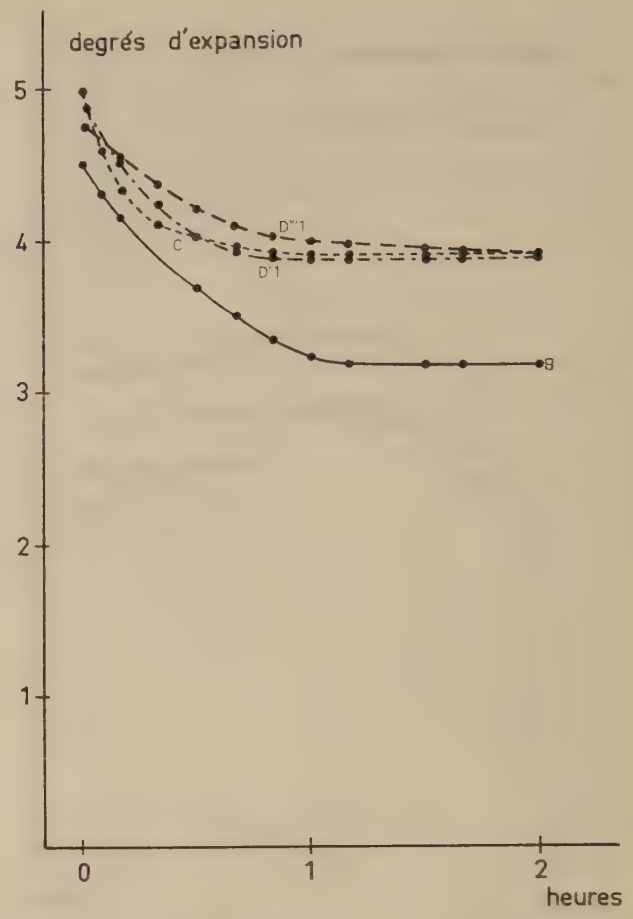



FIG. 23 — Influence du stade d'intermue sur l'adaptation des chromatophores jaunes du « fond » par passage du fond noir au fond blanc.

SCHEER, selon laquelle les facteurs qui favorisent la concentration du pigment rouge sur les raies, ralentissent aussi les processus de transition de $D_1$ en $D_2$. L'hormone qui concentre tous les chromatophores rouges baisse donc de B en D (effet marqué sur les raies). Cette hormone proviendrait essentiellement des P.O., d'après l'hypothèse de B. et M. SCHEER. Si elle seule intervenait, l'effet devrait être le même sur les chromatophores des raies et du « fond », or la contraction de ces derniers chromatophores est inégale : elle est plus faible au stade B qu'au stade C. De plus, leur expansion reste très forte au stade B. En conclusion une autre hormone n'agissant que sur les petits chromatophores rouges du « fond » et favorisant leur dispersion intervient au stade B. Cette variation de la couleur du « fond » a pu, aussi, être notée chez des animaux épédonculés par B. et M. SCHEER (chez ces crevettes, l'indice de dispersion du pigment rouge sur le corps croît entre les stades B et C). Pour ces auteurs, les variations cycliques du pigment rouge sur le « fond » peuvent être attribuées à un facteur (R I D H : Red Intervals Darkening Hormone) dont la source est située hors du P.O. Ce facteur aurait en plus un rôle important dans le durcissement de la carapace au stade B. Nous savons qu'une hormone qui disperse le pigment rouge du « fond » existe bien hors des P.O. (fraction B des extraits d'organes post-commissuraux séparée par électrophorèse), mais nous ne savons pas si elle joue un rôle quelconque dans la physiologie de la mue.

Je trouve ainsi un parallélisme très net entre les résultats que j'ai obtenus par transfert d'un fond à l'autre et ceux de B. et M. SCHEER, produits par une adaptation à un fond neutre.

5) La contraction maximale des chromatophores d'une catégorie par passage du fond noir au fond blanc est un peu plus lente que l'expansion qui résulte de l'adaptation inverse. Je suppose que cela est dû, d'abord à la variation d'indice plus forte dans le cas de la contraction, ensuite à la synthèse moins active de l'hormone éclaircissante au cours de l'adaptation préalable sur fond noir. Si la réaction est plus vigoureuse dans le sens de la contraction, cela peut tenir aussi à la grande sensibilité des chromatophores à cette hormone éclaircissante.

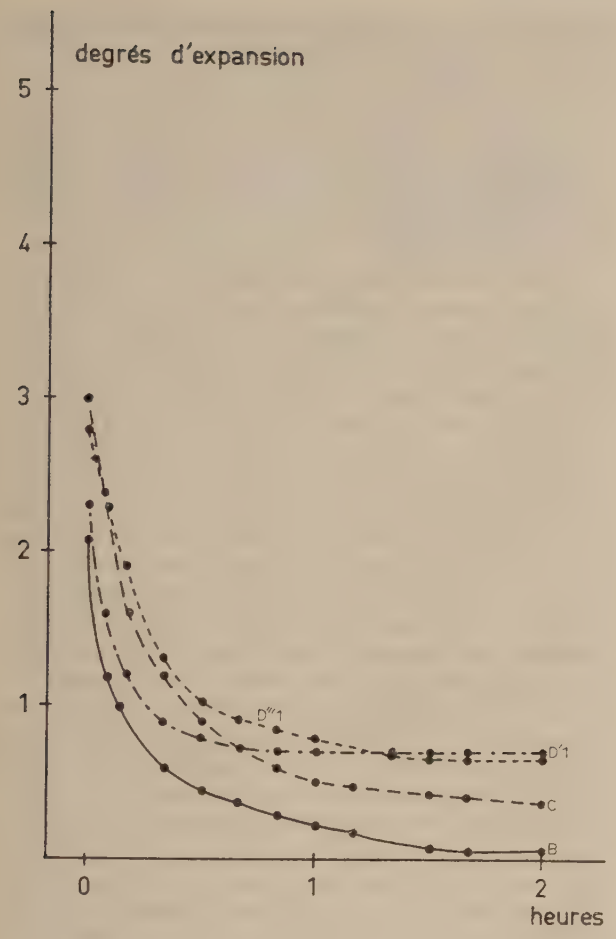



FIG. 24 — Influence du stade d'intermue sur l'adaptation des chromatophores rouges du « fond » par passage du fond noir au fond blanc.

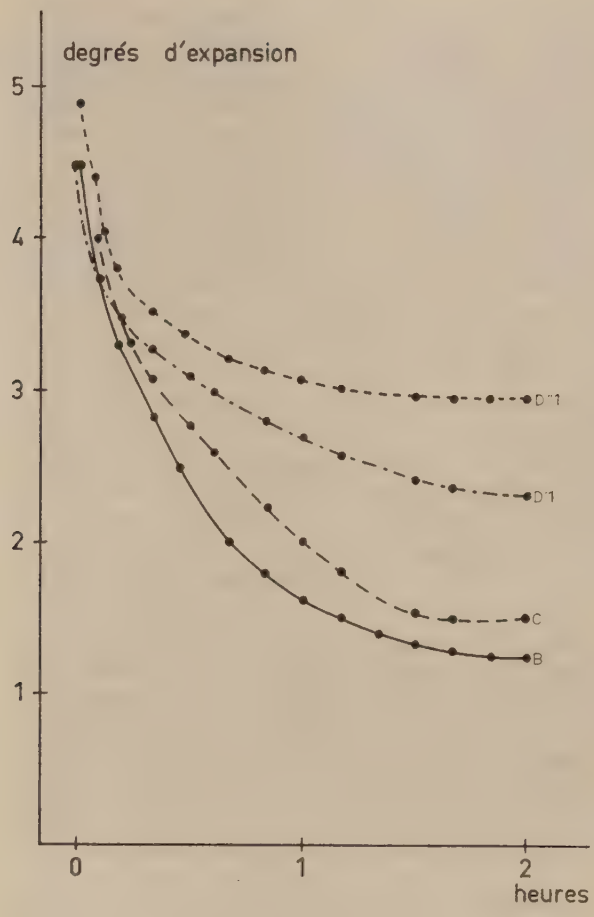



FIG. 25 — Influence du stade d'intermue sur l'adaptation des chromatophores jaunes du « fond » par passage du fond noir au fond blanc.

La vitesse d'adaptation la plus rapide est obtenue au stade C, puis au stade B.

## PARTIE EXPERIMENTALE : RECHERCHES SUR LE ROLE CHROMACTIF DU COMPLEXE GLANDULAIRE DU P.O.

Si actuellement le rôle des organes post-commissuraux, des connectifs perioesophagiens et de la chaîne nerveuse ventrale dans les changements de couleur a pu être mis parfaitement en évidence, dans les pédoncules oculaires, par contre, seule l'activité de la glande du sinus est bien connue. Pourtant l'électrophorèse, les injections, l'histologie ont montré que d'autres parties du P.O. contiennent aussi des substances chromactives. J'ai essayé par des expériences d'ablations et d'injections d'examiner les possibilités de la *pars distalis* de l'organe X dans ce domaine.

### I. ABLATIONS

**Technique**

*Ablation de l'organe X*

La technique opératoire adoptée est analogue à celle mise au point par PANOUSE pour l'ablation de la glande du sinus (1946).

La crevette est déposée sur la face ventrale dans une gouttière droite, creusée dans une plaque de liège. Elle y est maintenue par une large bande de matière plastique transparente, ce qui permet de surveiller les mouvements cardiaques de l'animal. Cette bande est solidement fixée par des punaises à la plaque de liège. De l'eau de mer est envoyée à l'aide d'une pipette dans la gouttière avant l'opération.

Hors de l'eau, les yeux prennent une direction parallèle à l'axe du corps en raison de la tension superficielle qui les fait coller au rostre. A l'aide de pinces fines, l'œil est écarté du corps. L'organe X apparaît alors souvent grâce à la transparence des tissus, sur la face dorsale et du côté rostral du P.O., à peu près au niveau, mais à l'opposé de la glande du sinus. Au moyen d'une fine aiguille, quatre trous sont percés en losange dans la cuticule, encadrant la position présumée de l'organe. Toujours avec l'aiguille dont l'un des bords a été aminci en lame tranchante, les côtés de ce losange sont réunis par une section nette. La plaque de tégument est alors enlevée. Une ouverture est pratiquée dans le tissu

conjonctif sous-jacent. Avec les pinces, les tissus qui emballent l'organe X et les *medullae* sont écartés, détachés, puis enlevés. Cette phase de l'opération est parfois un peu délicate en raison de la pression sanguine et de l'élasticité de l'épiderme. Souvent une légère pression sur les bords de la plaie suffit à amener l'organe X en surface, où il est alors recueilli ; sinon, à l'aide des pinces ou d'une aiguille lancéolée fine dont la pointe a été légèrement recourbée en cuillère, la glande est détachée des tissus et retirée. L'organe X se présente à la dissection sous la forme d'une petite boule globuleuse, granuleuse, d'un blanc-bleuté. Après l'ablation, une cautérisation très superficielle et très brève est nécessaire. De la sorte l'hémorragie et les risques d'infection sont moins grands, et la crevette endommage beaucoup moins avec ses pinces la plaie cautérisée. Cette intervention demande au maximum une dizaine de minutes et dans ces conditions l'animal la supporte très bien. La mortalité opératoire est pratiquement nulle (ce qui n'est pas le cas si l'on n'a pas pris la précaution de faire cette légère cautérisation). L'ablation de l'organe X est comparativement plus aisée que celle de la glande du sinus. Celle-ci donne l'impression à la dissection d'être collée au tissu nerveux. Pour l'organe X, je n'ai trouvé de difficulté à opérer qu'en novembre-décembre, période où la glande est à la fois peu apparente et peu compacte. Le second pédoncule oculaire est opéré à 24 heures d'intervalle.

*Ablation de la glande du sinus*

La crevette est couchée sur le côté dans une gouttière en arc et la glande est abordée par la face latérale postérieure du P.O. La technique opératoire est la même que celle décrite plus haut : la glande du sinus apparaît comme un disque blanc-bleuâtre, toujours bien visible, mais elle se détache difficilement du neurilemne auquel elle est collée, aussi faut-il la « gratter » minutieusement afin de ne pas en laisser un fragment. Sa structure est plus homogène et plus fluide que celle de l'organe X dont la masse compacte s'enlève d'un seul bloc. A l'ablation, la glande du sinus donne l'impression de couler. Cependant elle demeure parfaitement visible toute l'année grâce à son opacité laiteuse qui tranche nettement sur les tissus voisins.

*Ablation de la glande du sinus et de l'organe X*

Cette double ablation se pratique à 24 heures d'intervalle sur le même pédoncule oculaire : l'organe X est enlevé le premier, la glande du sinus le lendemain. Le second P.O. est alors soit simplement détaché, soit également opéré de la même manière.

*Ablation du pédoncule oculaire*

Le P.O. est sectionné à sa base et le moignon est cautérisé.

**Résultats des différentes expériences d'ablations sur le comportement chromatique**

*A. Ablation totale du pédoncule oculaire*

L'ablation totale du P.O. provoque l'expansion des chromatophores de la crevette : on se souvient que cette opération est à la base même des recherches d'endocrinologie chez les Crustacés.

J'ai pratiqué cette opération sur plus d'une centaine d'individus. La section des P.O. est suivie d'une brève et brusque contraction des cellules colorées, probablement dûe à la décharge brutale, sous l'influence de l'excitation, d'une substance éclaircissante par le système nerveux central. Cette contraction entraîne la diffusion du pigment bleu. Les chromatophores s'étalent ensuite avec une vitesse décroissante. Ceci est particulièrement bien visible sur les courbes des figures 26 et 27 qui donnent l'allure de ce mouvement. La couleur est brune, mêlée de jaune et de bleu. L'expansion des pigments est réalisée en deux heures environ : le pigment jaune a alors atteint l'indice maximum de dispersion dans tous les chromatophores ; le pigment rouge des raies est rapidement stabilisé dans un état également voisin de l'expansion maximale ; le bleu disparaît totalement des raies (fait déjà noté par B. et M. SCHEER, 1954). Dans les intervalles, le pigment rouge est aussi très dispersé, mais souvent à un indice inférieur à celui des raies les premiers jours ; le pigment bleu se maintient encore un jour ou deux, parallèlement aux variations très légères du pigment rouge. Celles-ci ne semblent pas reliées au rythme interne. En même temps, la couleur devient plus franche, d'un rouge brique plus ou moins foncé. Les raies y apparaissent comme des traits sombres. La réalisation de cette expansion fait perdre à la crevette la capacité de s'adapter à un fond blanc.

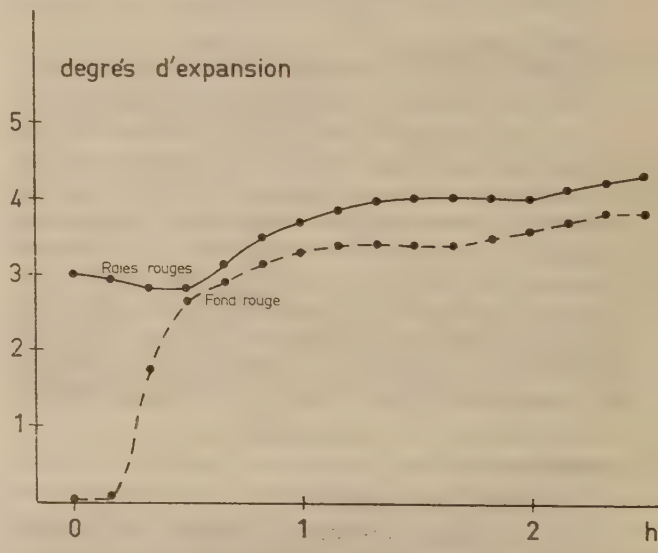



FIG. 26 — Expansion des pigments rouges après l'ablation des P.O.

Je croyais cette coloration définitive et l'état des pigments stable à ce degré de dispersion totale. Pourtant, presque toutes les crevettes aveugles que j'ai longtemps conservées (un à deux mois) sur fond blanc éclairé, pâlissaient jusqu'à redevenir entièrement blanches et transparentes. Ce phénomène s'accentuait d'ailleurs après chaque mue. A l'observation il devenait difficile de repérer les chromorhizes, de plus en plus fines et dépigmentées ; par comparaison, le corps central demeurait apparent, suggérant une faible contraction. Cette contraction supposée du pigment serait à rapprocher de celle observée par FINGERMAN et LOWE (1957) sur les chromatophores blancs de *Cambarellus shufeldti,* après une adaptation de 21 à 36 jours : une concentration suit alors la dispersion maximale. Dans le cas de *P. serratus,* il est difficile de dire s'il y a ou non contraction : je pense que c'est la pulvérisation du pigment au niveau des chromorhizes qui, par contraste, fait apparaître le corps central plus coloré, suggérant une contraction. Il est certain que le pigment disparaît : une petite quantité est réellement perdue car les exuvies rejetées en contiennent un peu (ce qui leur confère une teinte jaune-orangé), mais la majeure partie du pigment disparaît de la carapace par d'autres mécanismes. KEEBLE et GAMBLE (1904) admettaient déjà une variation du taux du pigment dans les chromatophores d'*Hippolyte varians,* au cours de l'adaptation. BROWN (1934), après des expériences colorimétriques sur *Palaemonetes varians,* conclût à la destruction des pigments après une longue concentration et à l'augmentation de leur taux après un étalement prolongé. Ce résultat fut confirmé par M.L. PANOUSE (1947) : par extraction et dosage des pigments dans des fragments de carapace de *Palaemon serratus* normaux, mais adaptés pendant des durées variables, elle parvint à mettre en évidence une baisse de 30 à 40 % du pigment, baisse produite par une adaptation prolongée au fond blanc. Il semble qu'il y ait eu une hausse du pigment total dans le cas inverse. Je rappelerai encore ici les modifications structurales des chromatophores de *Cambarellus shufeldti,* observées après une adaptation à long terme au fond noir, par FINGERMAN et LOWE (1957) et, dans des conditions voisines d'adaptation, les variations du taux de pigment et surtout du nombre de chromatophores de *Palaemon serratus,* rapportées par C. CHASSARD (1962).

Je ne crois pas pourtant que l'assombrissement de la crevette opérée soit comparable à celui de la crevette placée sur fond noir. Le phénomène d'expansion est le même dans les deux cas, mais la coloration devient différente ensuite. Dans le cas de la crevette normale adaptée au fond noir, donc soumise à un contrôle hormonal adaptatif (c'est-à-dire à la fois à l'arrêt de libération de la substance éclaircissante et à l'action de l'hormone assombrissante), le taux du pigment croît (phénomène quantitatif positif) et la couleur devient plus foncée. Dans le cas de la crevette sans P.O., (privée de la source essentielle

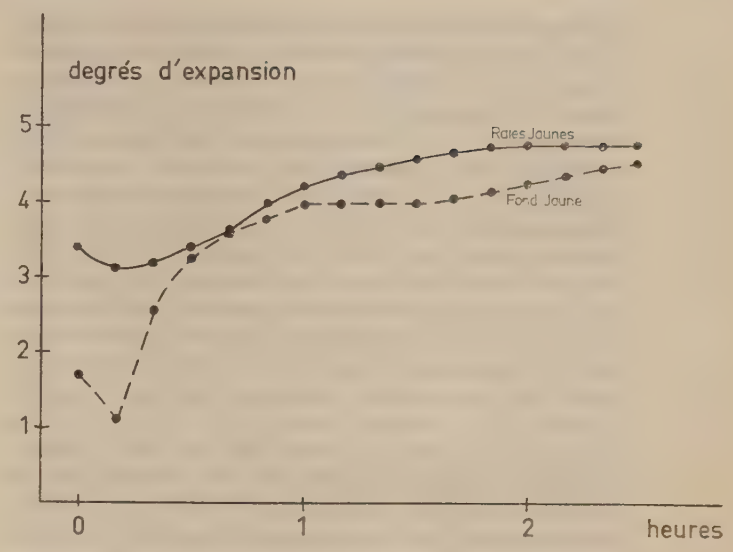



FIG. 27 — Expansion des pigments jaunes après l'ablation des P.O.

d'hormone éclaircissante mais encore soumise à l'influence de l'hormone dispersante), il y a éclaircissement progressif et un virage très net de la couleur brun-rouge à un orangé de plus en plus clair, puis blanc. Ce changement de couleur se fait par destruction du pigment (phénomène quantitatif négatif). LENEL et VEILLET (1951) ont vérifié que le changement de teinte obtenu chez des *Carcinus moenas* épédonculés ne s'expliquait pas par un accroissement de la teneur en pigments caroténoïdes, mais par la destruction du complexe astacinoprotéine et par la libération d'astacine (pigment rouge diffus). Cette destruction s'opère au niveau des chromorhizes qui se prolongent dans la couche pigmentaire de la nouvelle cuticule. De cette façon, plus l'élaboration de la nouvelle cuticule est avancée, plus le changement de teinte est rapide. Il est donc évident que l'ablation des P.O. entraîne une accélération de la destruction des caroténoïdes en même temps qu'elle favorise la préparation à la mue. Il serait intéressant de savoir si le taux des caroténoïdes augmente parallèlement dans le sang et l'hépatopancréas : un phénomène inverse a été indiqué par ABELOOS et FICHER (1926, 1927), FISCHER (1927) pendant la maturation des ovaires de *Carcinus,* où seules des traces de caroténoïdes purent être décélées dans le sang et l'hépatopancréas, simultanément à l'éclaircissement du corps et à la pigmentation de l'ovaire. Cependant, la destruction du pigment n'est pas totale chez ces crevettes sans P.O. : une expérience curieuse m'en a donné la preuve.

Les P.O. de 12 crevettes, maintenues préalablement sur fond blanc éclairé, furent sectionnés après deux semaines et les crevettes replacées sur leur fond blanc pendant les mois de février et mars (la température variant alors entre 13 et 16°). Les crevettes s'assombrirent rapidement et restèrent ainsi très colo-

rées pendant presque tout le premier mois. En mars, la coloration s'estompa et les crevettes blanchirent peu à peu, jusqu'à devenir aussi claires que les témoins maintenus en même temps sur fond blanc. Le 19 mars, 6 crevettes aveugles et 6 témoins furent transférées sur fond noir. En 24 heures, 4 crevettes épédonculées se colorèrent en prenant une teinte rose. Cette couleur était cependant moins frappante que la coloration prise par les témoins. L'aspect plus sombre de ceux-ci était dû à un taux supérieur de pigment dans leurs chromatophores (pourtant déjà abaissé d'après les expériences de M.L. PANOUSE et de C. CHASSARD). Cependant l'indice d'expansion était, chez ces crevettes, inférieur à celui des chromatophores des aveugles. Reportés sur fond blanc, les animaux sans P.O. ne montrèrent pas une reconcentration immédiate des chromatophores, tandis que les crevettes intactes blanchirent normalement. Cette expérience ne pût être prolongée, mais deux faits s'en dégagent : l'existence d'une capacité accessoire d'adaptation et le maintien de l'influence hormonale. Il est surprenant en effet que des animaux aveugles aient pu faire montre d'une capacité d'adaptation même faible. Cela suppose l'existence de photorécepteurs différents des ommatidies. WELSH (1934) a déjà suggéré l'existence de tels organes ; HESS (1940) en a découvert sur le corps de *Crangon armillatus* et PROSSER (1934) fait état de zones photosensibles chez *Orconectes virilis*. Mais il peut y avoir aussi une influence directe de la lumière sur les chromatophores. Les preuves ne manquent pas non plus pour soutenir cette théorie : BROWN et SANDEEN (1946) ont trouvé, dans des expériences d'injections sur *Uca*, que l'illumination renforçait l'action des extraits. Ils complétèrent ce premier point en démontrant une influence directe de la lumière sur les chromatophores, influence qui se traduit sur une portion de patte de *Uca* protégée par un écran, par l'état concentré des pigments en opposition à leur état dispersé sur toutes les autres parties illuminées du corps (BROWN, GUYSELMAN et SANDEEN, 1949). De son côté, KNOWLES (1940) a également noté les réponses des chromatophores blancs isolés aux changements d'éclairage. Puis FINGERMAN, NAGABHUSHANAM et PHILPOTT (1960) ont étudié le degré de dispersion de la mélanine chez des *Sesarma* épédonculés en fonction de l'intensité de la lumière incidente. Il est peu probable, pourtant, que les chromatophores réagissent comme des effecteurs indépendants : KNOWLES et CARLISLE (1956) envisagent plutôt qu'ils sont sensibilisés par la lumière aux hormones appropriées.

Dans l'expérience que j'ai relatée plus haut, la source essentielle de l'hormone éclaircissante a été enlevée avec les P.O. Mais il reste les organes post-commissuraux contenant à la fois l'hormone de concentration A et l'hormone de dispersion B, et la chaîne nerveuse ventrale particulièrement riche en substance assombrissante (BROWN, WEBB et SANDEEN, 1952). L'adaptation préalable au fond blanc fait croître dans les organes post-commissuraux l'hormone B (théorie soutenue par les expériences de FINGERMAN et SANDEEN, 1959, qui enregistrent une plus grande puissance des extraits d'organes post-commissuraux dans le sens de l'hormone non utilisée pour l'adaptation). L'accumulation de cette hormone dispersante accroît l'étalement des chromatophores, déjà produit par l'absence d'hormone pédonculaire. Mais en même temps, l'ablation des P.O. accélère la destruction du pigment. Lorsque le taux de la substance B a fortement baissé, l'hormone éclaircissante présente dans les organes post-commissuraux peut alors se manifester et entraîner une contraction légère des chromatophores ; ceci explique d'ailleurs son retard. (Il faut rappeler que BROWN, WEBB et SANDEEN ont trouvé qu'à de très faibles concentrations, l'antagonisme entre les substances ne se manifestait plus et que le facteur qui avait la plus forte concentration induisait la réponse appropriée, comme s'il était seul). C'est alors qu'interviendrait l'excitation produite par le changement de fond. Combinée à une sensibilisation directe des chromatophores, il y aurait décharge du principe dispersant à partir de la chaîne nerveuse ventrale et des organes post-commissuraux. Il semble que la persistance des systèmes chromactifs soit très grande, puisque malgré l'absence de pigments (cas voisin de celui de leur destruction) et de photorécepteurs, les ganglions supraoesophagiens et les connectifs perioesophagiens fournissent des extraits actifs. Ce fait fut établi par FINGERMAN et MOBBERLY (1960) pour les extraits de ces organes prélevés sur une écrevisse aveugle et dépigmentée, *Orconectes pellucidus australis*, et testés sur *Cambrellus shufeldti*.

*B. Ablation de la glande du sinus*

L'ablation de la glande du sinus, réalisée par plusieurs chercheurs (BROWN, EDERSTROM, SCUDAMORE, 1939 ; BROWN, 1942 ; PANOUSE, 1946 ; KLEINHOLZ, 1947...) produit chez la crevette qui la subit un assombrissement durable du tégument. Les auteurs qui ont étudié cet effet s'accordent pour remarquer que l'expansion des chromatophores consécutive à cette opération est moins complète que celle qui suit l'ablation totale des P.O. : certains individus ne présentent qu'une dispersion faible ou éphémère de leurs pigments. Ainsi la totalité des crevettes privées de glandes du sinus ne répond pas d'une manière homogène. Ce résultat peut être attribué à des ablations incomplètes, partielles.

Afin de différencier l'action de l'ablation de l'organe X de celle de la glande du sinus, j'ai répété les ablations de cette glande sur 70 *Palaemon serratus*, en plusieurs expériences et à différentes périodes de l'année.

Les fig. 28 et 29 représentent l'étalement des pigments qui suit l'opération, pour une moyenne de 10 crevettes, de taille identique (65 mm), mâles, tou-

tes choisies au stade C, à la température de 13°5 et sur fond blanc. La glande du sinus fut enlevée d'un côté ; 24 heures après cette intervention, l'étalement moyen des chromatophores fut mesuré et le second P.O. simplement sectionné. Cette seconde opération marque le début de l'expérience. Afin de faire varier le moins possible les conditions expérimentales, toutes ces études sur les chromatophores ont été faites après la même durée d'adaptation et au cours de la matinée. L'expansion des chromatophores a été mesurée toutes les 10 minutes.

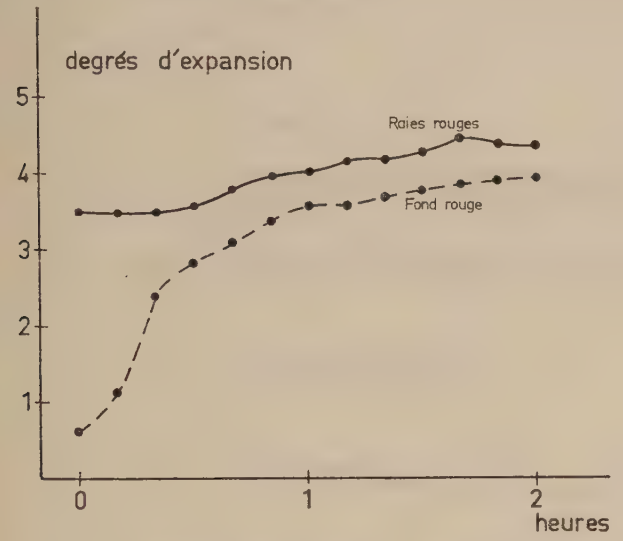



Fig. 28 — Expansion des pigments rouges après l'ablation de la glande du sinus.

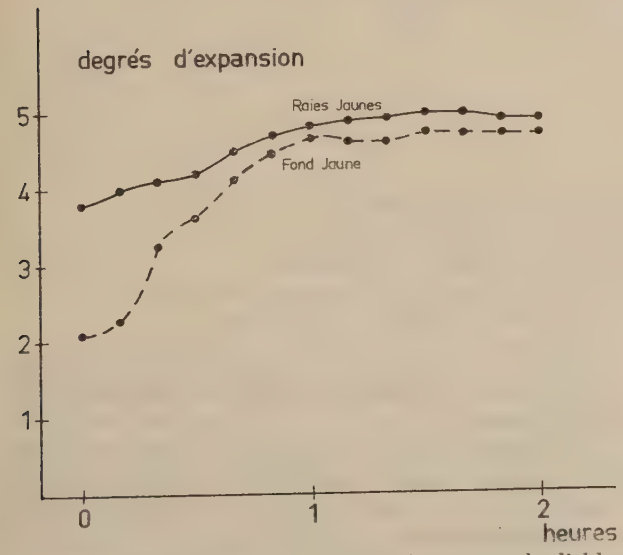



Fig. 29 — Expansion des pigments jaunes après l'ablation de la glande du sinus.

Quelques minutes après la section du P.O., les uropodes rougissent, puis peu à peu les chromatophores des raies et du fond commencent à se disperser. Je n'ai pas noté une production importante de pigment bleu, mais toutefois la couleur des crevettes n'est pas franchement rouge, elle est brun-rougeâtre. Toutes les crevettes de cette expérience ont répondu d'une façon analogue et ont, par la suite, conservé leur teinte rouge pendant la durée de l'expérience. L'étalement n'est maximum que pour les pigments jaunes. La dispersion du pigment rouge atteint le degré 4 pour les chromatophores des intervalles et dépasse ce chiffre pour ceux des raies. L'équilibre est réalisé en deux heures environ. Je n'ai pas noté non plus de contraction comme celle qui précède habituellement l'expansion des chromatophores à la suite de l'ablation des P.O., mais j'ai remarqué que le mouvement d'expansion commençait chez ces opérés avec un léger retard.

*C. Ablation de l'organe X*

L'ablation de l'organe X a pu être effectuée bilatéralement et l'effet qui en découle est lent et nécessite plusieurs jours pour se manifester, contrairement à l'effet rapide, produit par l'ablation de la glande du sinus, effet qui est réalisé en quelques heures.

155 *Palaemon serratus,* mâles, d'une taille comprise entre 55 et 66 mm, choisies au stade C furent ainsi opérées par séries de 10, à différentes époques de l'année. Les courbes figurées (30, 31, 32, 33) se rapportent à une moyenne de 10 individus, à la température de 17°5.

Après le trouble produit par le choc opératoire, les chromatophores se rétablissent et reviennent à leur état initial, puis on observe un changement graduel dans la couleur de la crevette. L'évolution des pigments est évaluée chaque jour par la moyenne de trois mesures prises à 9 h, 15 h, 17 h 30, c'est-à-dire pendant leur immobilité diurne.

Au début de l'expérience, témoins et opérés diffèrent à peine, mais on reconnaît assez vite les opérés à la netteté et à la coloration plus foncée de leurs raies. A partir du sixième jour environ, les pigments du « fond » commencent à s'étaler lentement, avec des oscillations dues au rythme nycthéméral et des perturbations qui s'amortissent avec le temps. L'expansion des chromatophores croît progressivement à la fois sur les raies et dans les intervalles, et tend à devenir maximale aux approches de la mue. Ceci rappelle les travaux de Lenel, précédemment cités. Tant que la teinte rouge brique n'est pas obtenue, la phase diurne reste distincte de la phase nocturne. J'ai noté aussi que le pigment jaune est solidaire du pigment rouge, et que l'expansion des chromatophores des raies est plus rapide que celle des chromatophores du « fond ». L'équilibre est définitif lorsque l'étalement maximum est atteint, généralement après la mue, quelquefois un ou deux jours avant. Dans le cas présent cette expansion nécessite 18 jours environ. Les crevettes dont les organes X ont été excisés, ont une livrée brun-rouge, plus ou moins teintée de bleu. La production de ce dernier pigment diminue peu à peu et cesse définitivement

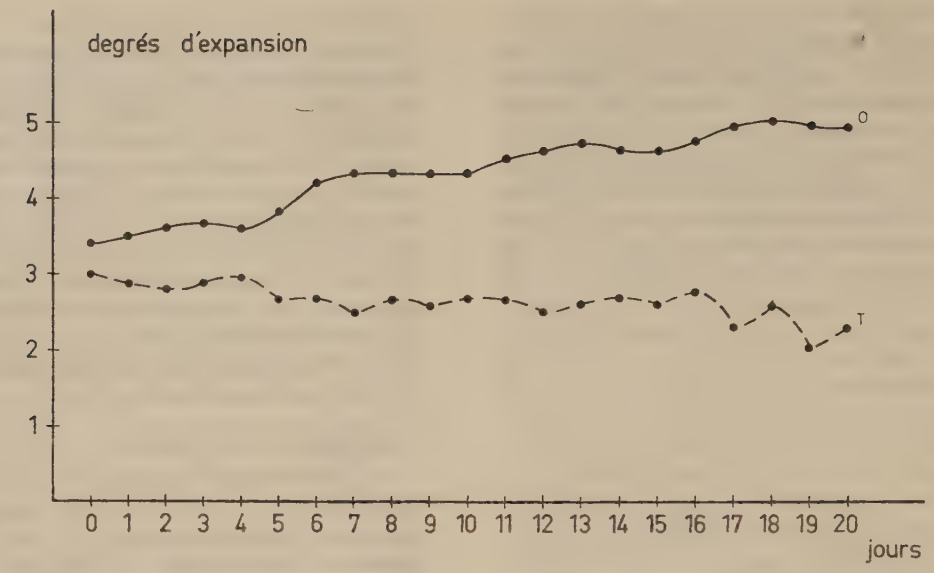



FIG. 30 — Expansion des pigments rouges sur les raies après l'ablation de l'organe X. (O : opérés — T : témoins).

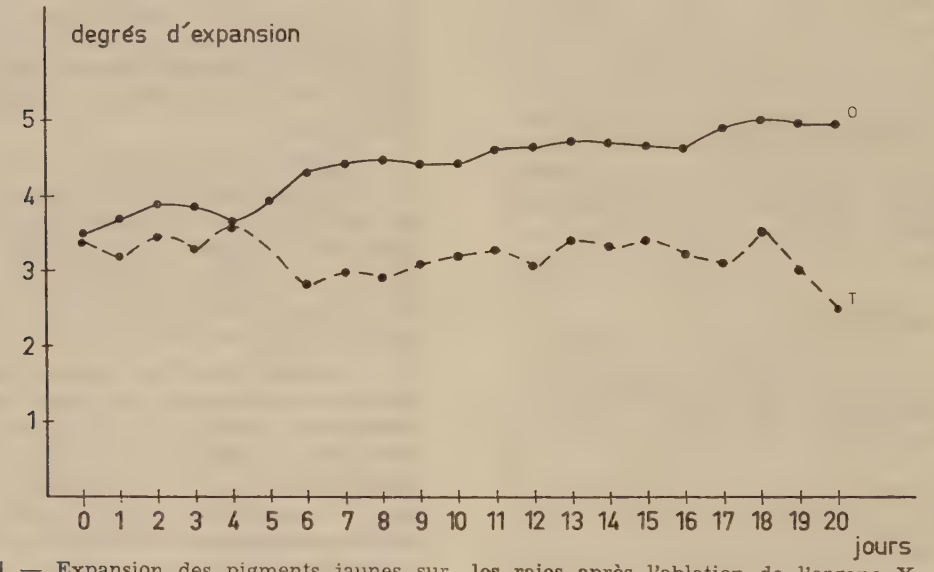



FIG. 31 — Expansion des pigments jaunes sur les raies après l'ablation de l'organe X.

après la mue. La dispersion des chromatophores est alors totale et la couleur d'un beau rouge vif. Elle est irréversible et stable pour aussi longtemps qu'ait duré l'observation (c'est-à-dire un à deux mois). Cette teinte rouge apparaît d'ailleurs d'une manière très fugace chez ces mêmes opérés, bien avant qu'elle ne soit établie définitivement, mais à un moment déterminé de la journée : en effet vers 18 heures, les opérés rougissent brusquement. Cet effet est court et précède la contraction nocturne.

Toutes les crevettes ne réagissent pas d'une façon absolument identique à l'ablation de l'organe X. Sur le nombre important d'animaux opérés au stade C, j'ai remarqué que la vitesse d'obtention de la couleur rouge est variable. Ceci est attribué à plusieurs causes :

— tout d'abord à un facteur individuel : toutes les crevettes d'une même expérience, bien que placées dans les mêmes conditions expérimentales et choisies dans un état physiologique très semblable, ne répondent pas toutes avec la même vitesse.

— ensuite à un facteur opératoire. PANOUSE a déjà fait remarquer pour l'ablation de la glande du sinus que la réponse des chromatophores est limitée, lorsque l'ablation de la glande n'est pas totale : l'expansion des pigments est alors partielle et réversible. Pour que l'opération puisse être considérée comme réussie, trois critères doivent être réunis. Il faut

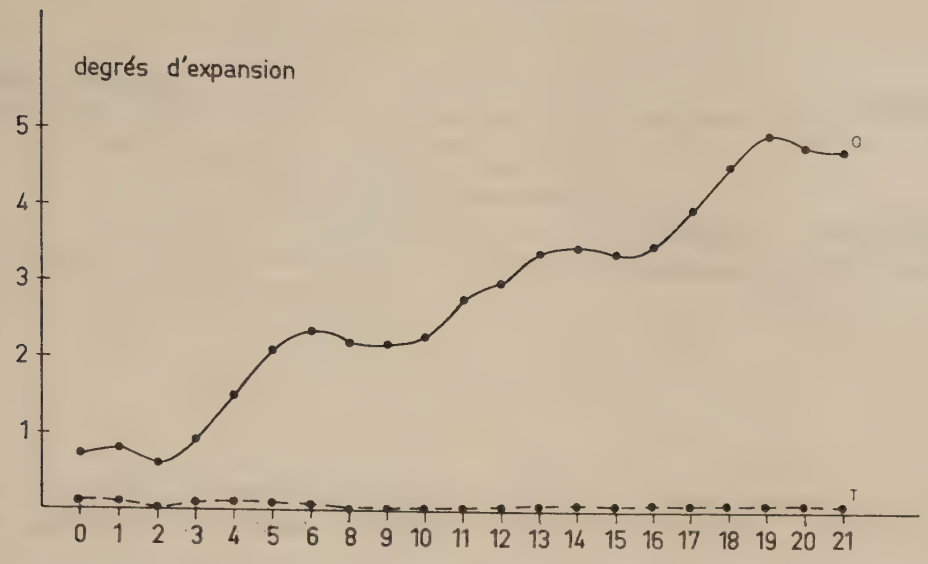



FIG. 32 — Expansion des pigments rouges sur le « fond » après l'ablation de l'organe X.

FIG. 33 — Expansion des pigments jaunes sur le « fond » après l'ablation de l'organe X.

qu'il y ait ébranlement du comportement chromatique, migration en position nocturne du pigment rétinien dans l'œil opéré et qu'aucun fragment de glande ne soit visible par transparence après la mue dans ce même P.O. Des contrôles histologiques ont montré que la présence de quelques cellules suffisait à empêcher la dispersion complète des chromatophores.

— enfin, lorsque les séries expérimentales sont différentes, à des facteurs externes : éclairage, température, variations saisonnières, qui jouent aussi sur d'autres phénomènes (mue) un rôle certain. La température semble toutefois l'agent de variation le plus important : l'élévation de température raccourcit le temps nécessaire à l'expansion totale des chromatophores. A 14°, il faut entre 22 et 29 jours pour qu'elle se réalise, à 17°, 18 jours en moyenne et à 25° il n'en faut plus que 8 (fig. 34 et 35).

Comme l'absence de l'organe X n'a pas un effet immédiat, mais progressif sur les pigments, il était intéressant de savoir de quelle manière se faisait cette expansion ou en d'autres termes de rechercher comment le cycle diurne pouvait être modifié. En mesurant toutes les deux heures, le troisième, le sixième et le treizième jours après l'opération, le degré de dispersion des chromatophores, comme il a été fait précédemment pour les adaptations de longue durée, j'ai constaté que la phase diurne se dilatait progressivement tandis que la phase nocturne s'effaçait graduellement : l'indice d'étalement des pigments s'élève de plus en plus au cours de la journée

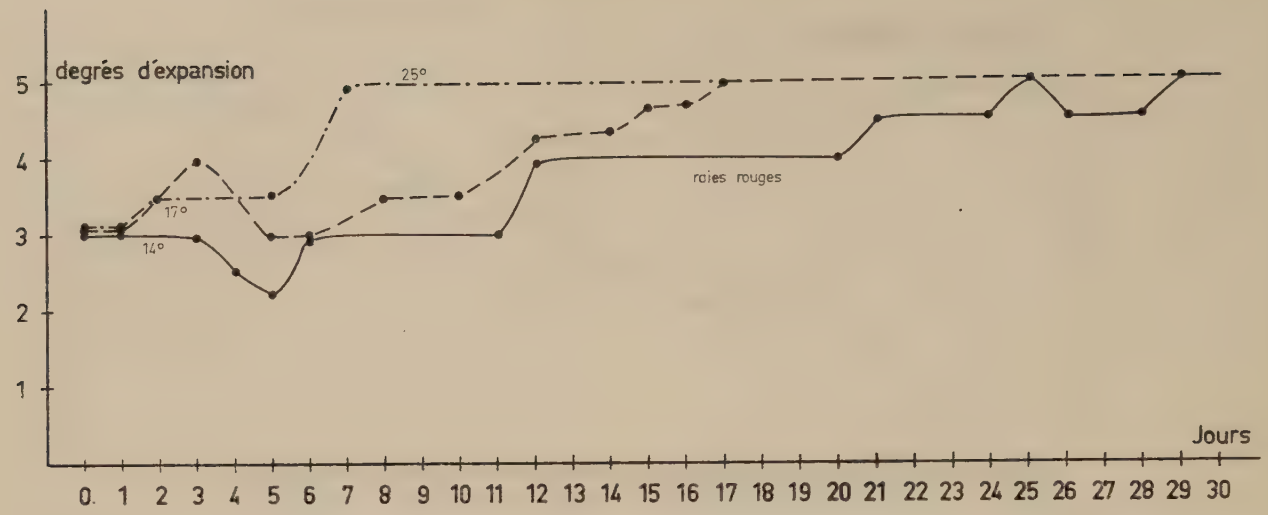



FIG. 34 — Influence de la température sur la rapidité d'expansion des pigments rouges des raies après l'ablation de l'organe X.

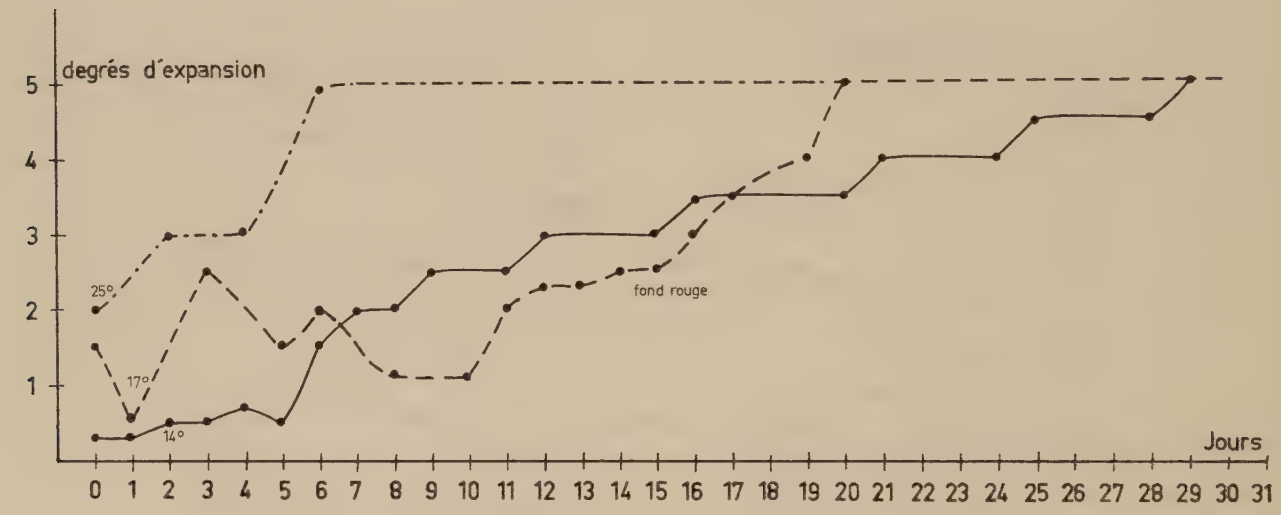



FIG. 35 — Influence de la température sur la rapidité d'expansion des pigments rouges du « fond » après l'ablation de l'organe X.

et diminue de moins en moins la nuit. Cette modification du rythme diurne est indiquée par les courbes 36, 37, 38 et 39 : on voit que la courbe d'évolution est pour chaque pigment de moins en moins sinueuse et tend vers l'horizontalité. C'est comparable, mais plus accusé comme phénomène à l'adaptation prolongée au fond noir.

*Comparaison entre les résultats obtenus après l'ablation de la glande du sinus et celle de l'organe X*

Nous avons vu que l'organe X et la glande du sinus possèdent le même type d'influence sur les chromatophores, qu'ils contractent aussi bien dans les raies que dans les intervalles. Cependant les effets obtenus après l'ablation de ces deux formations glandulaires ne sont superposables ni immédiatement ni longtemps après l'opération. Certes, il est assez difficile de distinguer, au bout d'une quinzaine de jours, les opérés sans glandes du sinus de ceux qui ne possèdent plus d'organes X lorsque leurs pigments sont étalés. Cependant on peut mettre en évidence des différences profondes entre les états atteints dans les deux cas :

— D'abord, sans être très différente, la teinte des crevettes privées de glandes du sinus n'est pas exactement la même que celle des animaux sans organes X. Le rouge des premières se teinte de brun dans les minutes qui suivent l'opération par suite de la production d'un peu de pigment bleu ; mais ce phénomène dure peu et, au bout de quelques

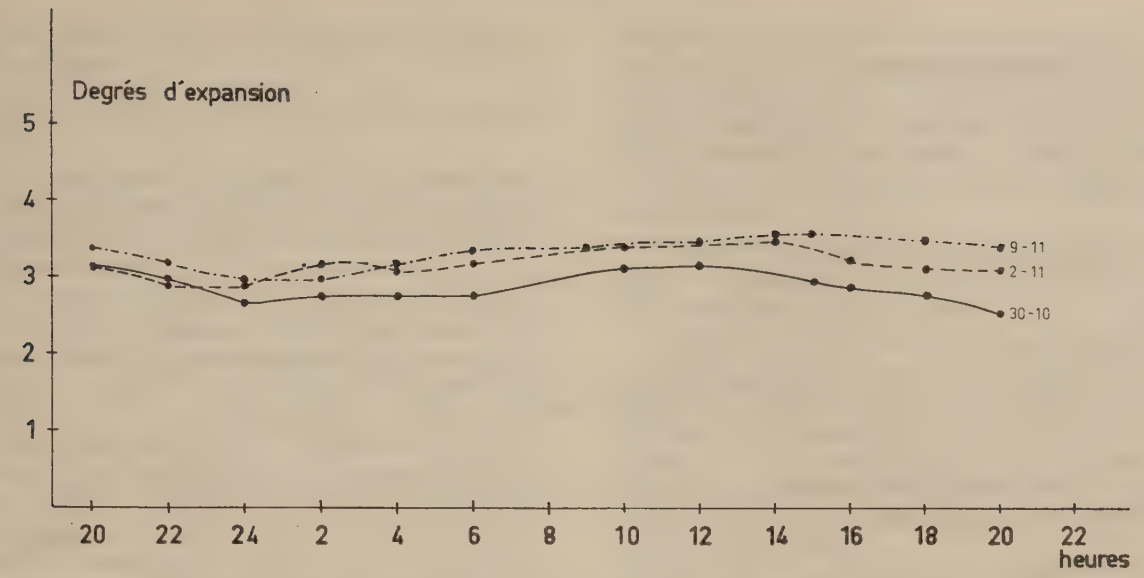



FIG. 36 — Rythme diurne des chromatophores rouges des raies chez des *P. serratus* sans organes X, maintenues sur un fond blanc, 3, 6, 13 jours après l'opération, à 16°.

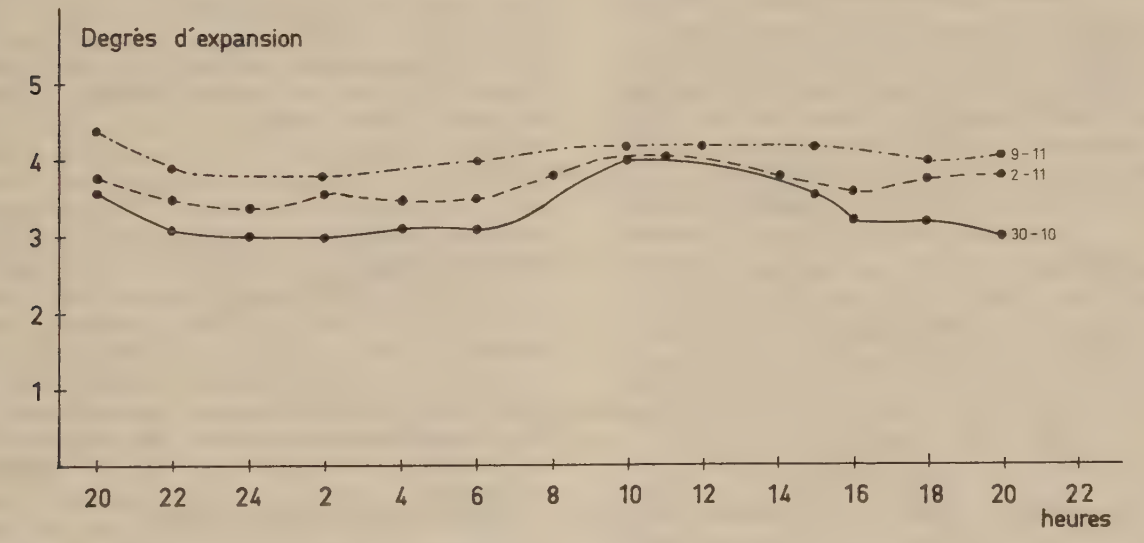



FIG. 37 — Rythme diurne des chromatophores jaunes des raies dans les mêmes conditions.

heures, les crustacés sont franchement rouges. Chez les *Palaemon* sans organes X, au contraire, la coloration brune persiste jusqu'à ce que les chromatophores soient complètement étalés, ce qui demande une quinzaine de jours, et que le rythme diurne ait totalement disparu. Dans mes expériences, ce point était atteint en général quelques jours à peine avant la mue, si bien que cette dernière coïncidait pratiquement avec l'apparition de la teinte rouge franc définitive.

— L'étalement des chromatophores après l'opération est beaucoup plus rapide lorsque la glande du sinus a été enlevée puisque l'expansion maximale est atteinte en deux heures à peine, alors qu'il faut environ deux semaines pour obtenir le même résultat quand l'organe X a été excisé.

— Enfin, à très longue échéance (plusieurs mois), une autre différence apparaît. Les crevettes privées de glandes du sinus (et, à plus forte raison, de pédoncules oculaires) pâlissent par suite de la disparition progressive du pigment des chromatophores. Au contraire l'ablation de l'organe X seul n'empêche pas les *Palaemon* de demeurer très colorées. D'une manière ou d'une autre, la présence de la glande du sinus est donc indispensable à l'élaboration normale des pigments, alors que l'organe X est sans action dans ce domaine.

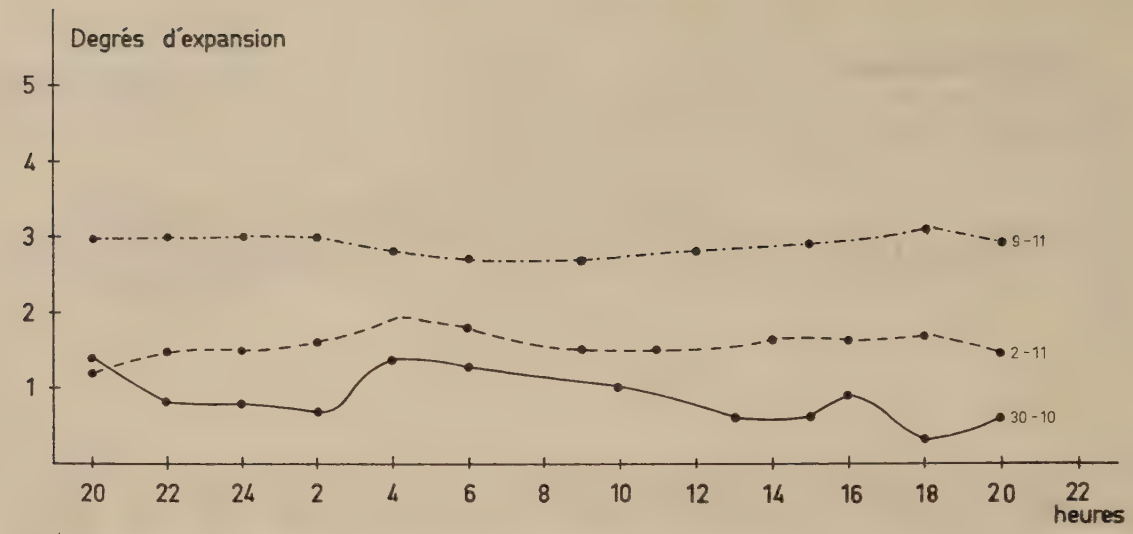



FIG. 38 — Rythme diurne des chromatophores rouges du « fond » dans les mêmes conditions.

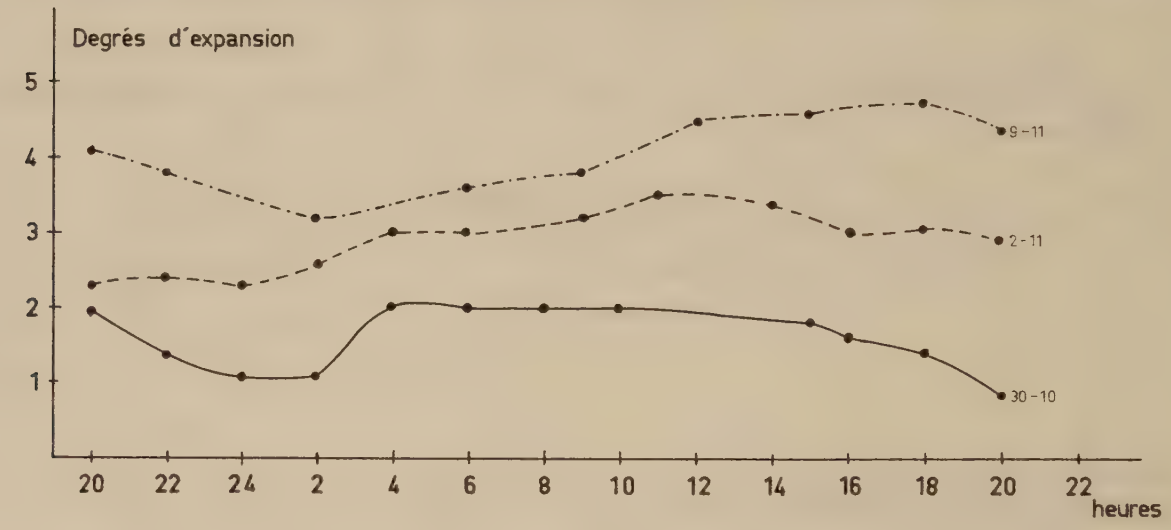



FIG. 39 — Rythme diurne des chromatophores jaunes du « fond » dans les mêmes conditions.

*Discussion*

Lorsque l'organe X est enlevé au stade C, il reste une quantité suffisante de substance active dans la glande du sinus pour couvrir les besoins de l'adaptation, jusqu'à la mue environ, car nous avons vu qu'après celle-ci, la couleur rouge est définitivement installée. Lorsque ce matériel actif est épuisé, on constate alors que la glande du sinus ne reçoit pas des autres groupes neurosecréteurs du pédoncule oculaire et du système nerveux central des quantités suffisantes de principes chromactifs pour rétablir le contrôle des changements de couleur. L'absence de l'organe X n'entraîne pas non plus la suppression immédiate du rythme diurne : il s'efface progressivement et la vitesse de sa disparition dépend au moins d'un facteur externe : la température. Au contraire, après l'ablation de la glande du sinus, le rythme nycthéméral est aboli immédiatement et la température n'exerce apparemment aucune influence importante sur le résultat. Dans ces conditions, la solution la plus simple et la plus normale est de considérer la *pars distalis* de l'organe X comme la source essentielle d'un précurseur de l'hormone chromatophorique qui est contenue dans la glande du sinus. Un lien étroit existe entre les fonctionnements des deux organes.

La glande du sinus intervient dans tous les processus rapides d'adaptation, parce qu'elle contient du matériel directement utilisable, mais je pense que la libération prolongée d'hormone par la glande du sinus dans une adaptation à long terme agit aussi sur le rythme de synthèse de l'organe X et le modifie.

Quoiqu'il en soit, la substance qui provient de l'organe X subit une transformation qui la rend

active et qui a lieu, en toute probabilité, dans la glande du sinus.

*Action de l'ablation de l'organe X sur les pigments rétiniens*

Ce paragraphe est un peu spécial, mais dans une étude de l'action de l'organe X sur les pigments, son influence sur les pigments rétiniens mérite aussi d'être signalée.

Les expériences d'ablations de la glande du sinus (PANOUSE, 1946 ; KNOWLES, 1952) ont montré que l'opération entraînait une migration du pigment rétinien distal. Celui-ci vient occuper la position dite « nocturne » et la conserve en dépit des variations d'éclairage. KLEINHOLZ (1934, 1936, 1948...), KNOWLES (1950), BROWN, HINES, FINGERMAN (1952), BROWN, WEBB et SANDEEN (1953), ont montré, par des expériences d'injections seulement, que le déplacement du pigment pouvait être lié à la présence d'une hormone pédonculaire (peut-être de deux) et variait en fonction de la quantité d'hormone injectée.

Après l'ablation de l'organe X, l'œil devient noir, opaque, dans les 24 heures qui suivent l'opération. Cette migration du pigment distal est irréversible : l'œil reste noir, même pendant la journée, alors qu'un œil normal se présente comme une demi-sphère transparente, claire, avec une lentille centrale foncée et ne noircit que durant la nuit. Lorsque l'ablation de l'organe X est incomplète, le pigment distal conserve partiellement ou tout à fait ses mouvements. Il est remarquable que ce pigment ne soit affecté que dans l'œil dont le P.O. a été opéré. Les pigments oculaires des deux yeux gardent donc leur indépendance. La présence d'hormone dans l'un des P.O. n'agit que sur les pigments de cet œil et ne peut compenser même partiellement l'absence de production d'hormone dans l'autre. Ainsi sur le même animal, l'œil est entièrement noir du côté opéré, tandis que du côté où le P.O. est resté intact, la migration des pigments rétiniens demeure normale : pendant la journée, cet œil est clair, il s'assombrit la nuit.

D'autres expériences compléteront ultérieurement ces données qui paraissent indiquer qu'il s'agit ici de neurosecrétion.

## II. INJECTIONS

### Technique

Tous les individus qui devaient dans ces expériences recevoir une injection ont été choisis au stade d'intermue C, d'une longueur voisine de 65 mm et de sexe mâle. Leurs pédoncules oculaires ont été sectionnés à 24 heures d'intervalle. Deux ou trois séries d'une dizaine de crevettes chacune ont été ainsi préparées pour chaque catégorie d'extraits. Trois groupes d'extraits ont été examinés : à partir de P.O. entiers, de glandes du sinus et d'organes X.

Les différents extraits d'une glande ont été éprouvés, dans la mesure du possible, sur les mêmes groupes d'animaux afin de comparer sur les mêmes individus les variations de puissance d'un seul produit. Ceci permet, dans un temps relativement court (8 à 10 jours au plus), n'entraînant pas une évolution trop importante des récepteurs, d'évaluer la force de 4 à 6 extraits différents d'une glande donnée sur le même animal.

Ainsi, deux premières séries de 10 crevettes ont reçu les 7 injections d'extraits totaux de P.O. et cela d'une manière très rapprochée.

Deux autres séries de 10 crevettes ont reçu en mars-avril chacune 4 extraits de glande du sinus. Parallèlement deux autres groupes de 10 individus recevaient les extraits comparables d'organe X. En octobre, les 4 extraits d'organe X et de glande du sinus furent essayés sur deux lots de 15 animaux. En août, 20 crevettes groupées par 10 reçurent chacune 3 extraits frais.

D'une manière générale les individus supportèrent très bien cette opération lorsque le produit injecté avait été bouilli. Il y eût mortalité, quoique faible avec des extraits bruts.

Les extraits ont été préparés à partir de pédoncules oculaires de crevettes mâles, préalablement adaptées à un fond donné pendant une durée constante, soit trois jours. Les organes disséqués ont été broyés, additionnés d'eau de mer, à raison de 1 cc/2 P.O. ou 2 glandes, puis dans certains cas, bouillis. Ils ont été ensuite centrifugés à 6 400 tours/minute pendant 20 minutes et enfin décantés.

Le produit est alors injecté au moyen d'une fine seringue et d'une très fine aiguille dans l'abdomen, à travers une membrane intersternale, un peu latéralement, afin de ne pas léser la chaîne nerveuse. La dose injectée est uniformément de 1/20 cc. par crevette.

Toutes ces expériences ont été faites à la même période de la journée, entre 14 et 17 heures, et approximativement à la même température. Pour les extraits d'organe X et de glande du sinus, les expériences ont eu lieu aussi aux mêmes époques de l'année.

Les observations des chromatophores ont été faites toutes les cinq minutes durant la première heure, toutes les dix minutes par la suite.

Les résultats expérimentaux sont synthétisés par des courbes où chaque point représente la moyenne de 20 ou de 30 individus.

### Résultats des expériences d'injections

Les expériences d'injections sont couramment utilisées : elles ont permis de recueillir une ample information sur les mécanismes hormonaux et sur les substances chromactives du P.O. tout entier et de la glande du sinus en particulier. C'est en effet à cette glande que depuis BROWN (1940) est attribuée la quasi-totalité de l'activité chromatophorique pédon-

culaire. Actuellement encore, toutes les recherches sur les extraits chromactifs se réfèrent, pour le P.O., uniquement à la glande du sinus. Pourtant quelques chercheurs (BOWMAN, 1949 ; BROWN, 1950 ; PANOUSE, 1946 ; SANDEEN, 1950...) ont décelé dans d'autres tissus du P.O. une certaine influence sur les chromatophores. Parmi ceux-ci, l'organe X n'a montré que peu d'efficacité (PANOUSE, 1946) ; cependant, celle-ci croît après ébullition et traitement par l'alcool (KNOWLES, 1955).

Etant donné la pauvreté des renseignements concernant l'organe X, j'ai essayé, par une étude détaillée de ses extraits, de compléter les données acquises au moyen des ablations. J'ai repris aussi, à titre comparatif, l'examen des extraits de glande du sinus et du P.O. entier. Des résultats précis ont déjà été obtenus à partir de ces deux dernières sortes d'extraits : ils concernent les limites d'activité par dilution et la standardisation de l'hormone (ABRAMOWITZ, 1937 ; PANOUSE, 1946), la spécificité chromatophorique (A. ABRAMOWITZ et R. ABRAMOWITZ, 1938), la durée et l'intensité de l'action hormonale (BROWN, 1940), l'influence de l'adaptation (FINGERMAN, SANDEEN, LOWE, 1959...), je n'ai donc pas orienté mes recherches dans cette direction, mais en revanche, l'activité des extraits a été analysée à plusieurs stades d'intermue afin de déterminer s'il existe dans les glandes un rythme de secrétion et s'il diffère pour chacune. Des expériences identiques ont été faites à deux époques de l'année dans le but d'examiner la possibilité de variations saisonnières. Enfin, un essai sommaire de distinction entre les extraits bruts des deux principes a été tenté.

*A. Extraits pédonculaires totaux*

Bien que ces extraits n'aient pu être étudiés exactement à la même époque que ceux de la glande du sinus et de l'organe X, ils donneront cependant une idée générale de l'évolution de l'activité totale du P.O. au cours du cycle d'intermue. Tous ces extraits ont été injectés au mois de décembre. La température de l'eau dans les bacs a varié durant ces expériences entre 13°5 et 16°.

1) *Extraits prélevés sur des P. serratus au stade C.*

Les chromatophores des raies et du corps se contractent sous l'influence d'extraits frais provenant de crevettes en C, maintenues sur fond blanc ou sur fond noir. Avec des extraits provenant d'animaux sur fond blanc, la contraction est légère mais reste perceptible pour les deux sortes de chromatophores jaunes. Elle est nette pour les chromatophores rouges répartis sur le corps et presque insignifiante pour ceux des raies. Elle dure environ de 15 à 20 minutes, après lesquelles la dispersion reprend. Au bout d'une heure et demi environ, les pigments sont revenus à leur état initial (fig. 40). Avec des extraits préparés à partir d'animaux maintenus sur fond noir, l'action est plus prononcée : tous les chromatophores se contractent plus vigoureusement. La concentration maximale est atteinte en 20 minutes, la dispersion reprend aussitôt et dure un peu plus longtemps, presque deux heures (fig. 41).

Deux similitudes sont donc à signaler entre ces extraits frais. La concentration maximale se situe 20 minutes après l'injection (résultat déjà observé pour *Palaemonetes* par BROWN, 1952) et les chromatophores du «fond» sont plus sensibles aux extraits frais que les chromatophores des raies. La différence la plus frappante entre ces extraits concerne leur activité : les extraits provenant de crevettes sombres ont une action plus énergique et plus durable que les extraits prélevés à partir de crevettes claires. PANOUSE

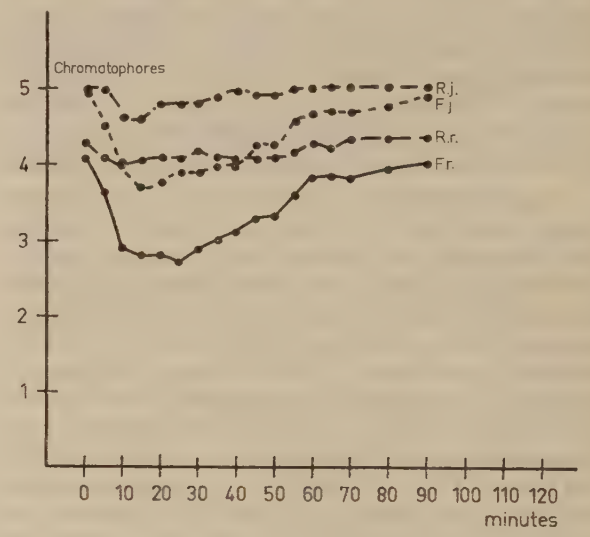



FIG. 40 — Action des extraits pédonculaires frais, provenant de donneurs du stade C maintenus sur fond blanc.

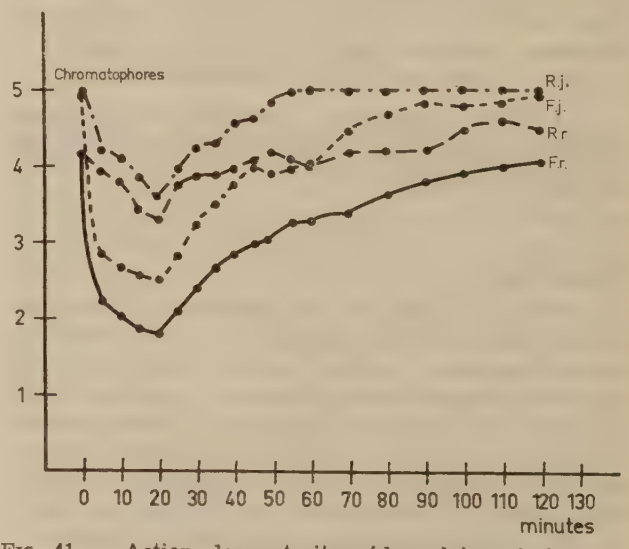



FIG. 41 — Action des extraits pédonculaires frais provenant de donneurs du stade C maintenus sur fond noir.

(1946) avait déjà remarqué ce phénomène sur la même espèce. Ceci rejoint l'hypothèse de FINGERMAN (1959) selon laquelle l'hormone non utilisée est stockée, mais FINGERMAN jugeait que le rôle d'organes de réserve était tenu par les organes post-commissuraux. Pourtant BROWN (1952) avait trouvé un remarquable parallélisme entre les taux d'activité de la glande du sinus et de la commissure tricocérébrale, quant à leur effet de concentration sur les chromatophores rouges. Il estimait que ces deux sources d'hormone éclaircissante contenaient le même principe actif et en quantités à peu près égales. Il faudrait donc admettre que la substance chromactive éclaircissante s'accumule aussi dans les P.O.

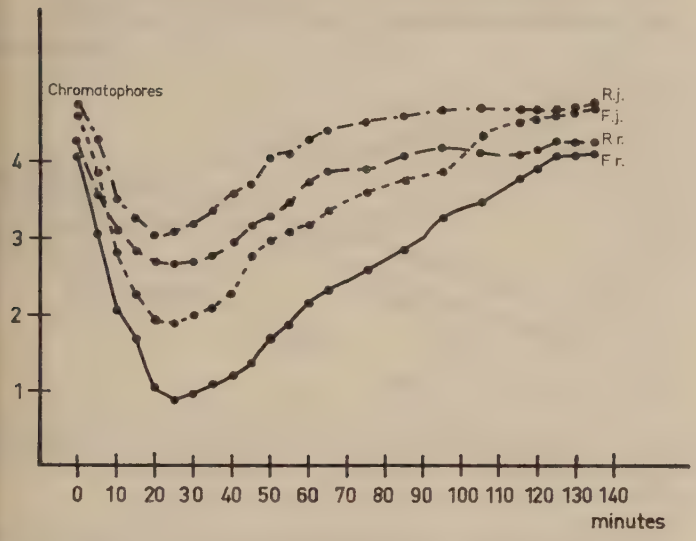



FIG. 42 — Action des extraits pédonculaires bouillis provenant de donneurs du stade C maintenus sur fond blanc.

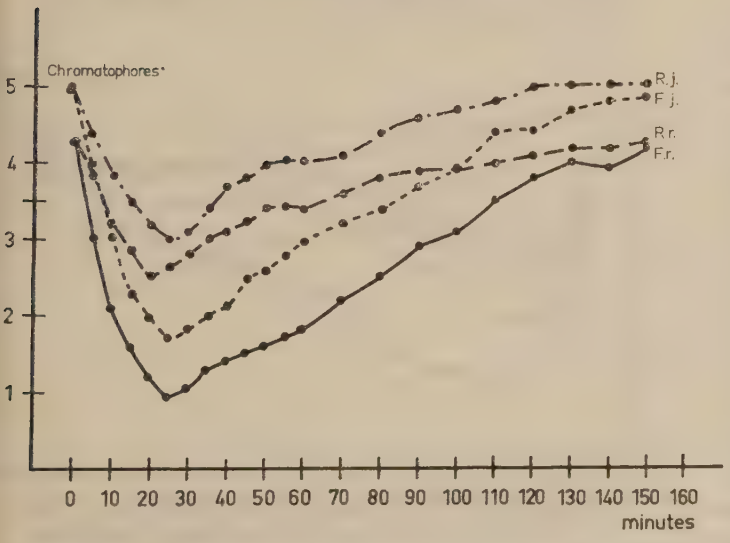



FIG. 43 — Action des extraits pédonculaires bouillis provenant de donneurs du stade C maintenus sur fond noir.

quand elle n'est pas utilisée. Cela semble le cas ici, sinon on ne comprendrait pas cette différence d'activité entre les extraits frais provenant de crevettes claires et de crevettes sombres.

Les mêmes extraits (stade C, fond noir ou blanc), bouillis, provoquent une concentration très vigoureuse de tous les chromatophores (fig. 42 et 43), supérieure à celle obtenue par l'injection d'extraits frais. Ceci prouve que la quantité de substance active a augmenté dans le P.O. après l'ébullition. Cependant il faut noter que la concentration maximale est toujours atteinte dans les 20 ou 30 minutes qui suivent l'injection, indépendamment du fait que les extraits soient préparés à partir d'animaux clairs ou sombres. Par contre, la différence d'activité sensible entre les extraits frais disparaît lorsqu'ils sont bouillis. Il y a donc dans les extraits de P.O. provenant d'animaux clairs à peu près autant d'hormone sous les deux formes, inactive et active, que dans les P.O. provenant d'animaux sombres. Autrement dit, pour les animaux sur fond noir la synthèse moins active de précurseur est compensée par l'accumulation de matériel actif. Sur fond blanc l'élaboration de la substance préhormonale est plus grande mais la libération d'hormone est aussi plus importante. Un traitement approprié comme l'ébullition montre qu'au total la somme des deux principes est équivalente dans les deux cas d'adaptation.

2) *Extraits de P.O. provenant de Palaemon serratus au stade D*

Les extraits proviennent seulement de crevettes claires adaptées au fond blanc et sont bouillis. Ils sont étudiés à trois stades, D°, $D'_1$, $D'''_1$. Les résultats sont représentés par les fig. 44, 45, 46.

Le pouvoir de ces extraits s'affaiblit graduellement de D° en $D'_1$ ou $D'''_1$, par exemple. Sur les courbes, la différence est particulièrement nette entre les stades C et $D'_1$ ou $D'''_1$, en effet. La vitesse de concentration des chromatophores reste la même quelque soit l'extrait : le maximum de concentration est toujours atteint une vingtaine de minutes après l'injection. Ce phénomène est en outre indépendant de la température, ce qui ne semble pas le cas pour l'expansion (l'état initial des chromatophores est retrouvé 135 minutes après l'injection à 16°, plus de 150 minutes après, à 13° pour le même extrait). Il faut remarquer aussi que la contraction des pigments est plus rapide après une injection de matériel hormonal qu'après le transfert du fond noir au fond blanc. J'attribue ceci au fait que la substance éclaircissante est directement introduite dans la circulation sanguine, dans le cas de l'injection, et non plus libérée par le déclenchement des mécanismes complexes de ce contrôle.

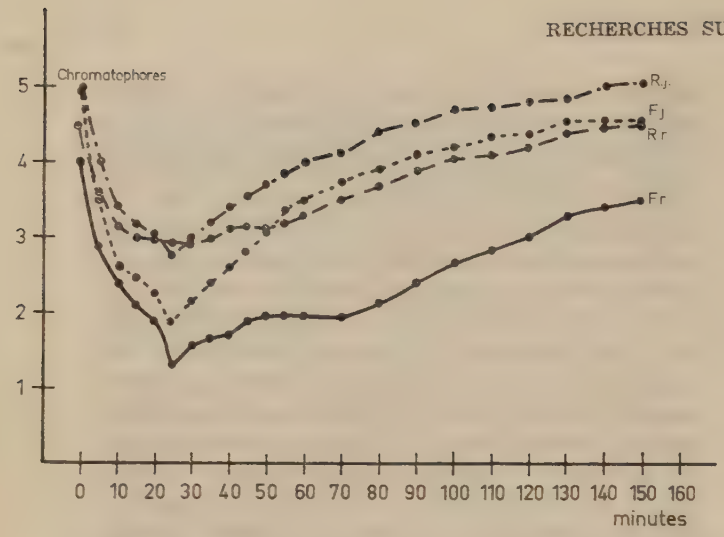



FIG. 44 — Action des extraits pédonculaires bouillis provenant de donneurs du stade D° maintenus sur fond blanc.

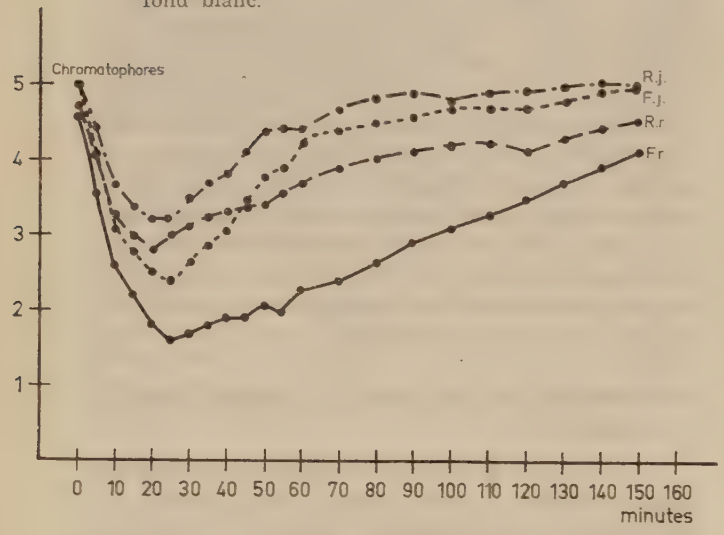



FIG. 45 — Action des extraits pédonculaires bouillis provenant de donneurs du stade D'I maintenus sur fond blanc.

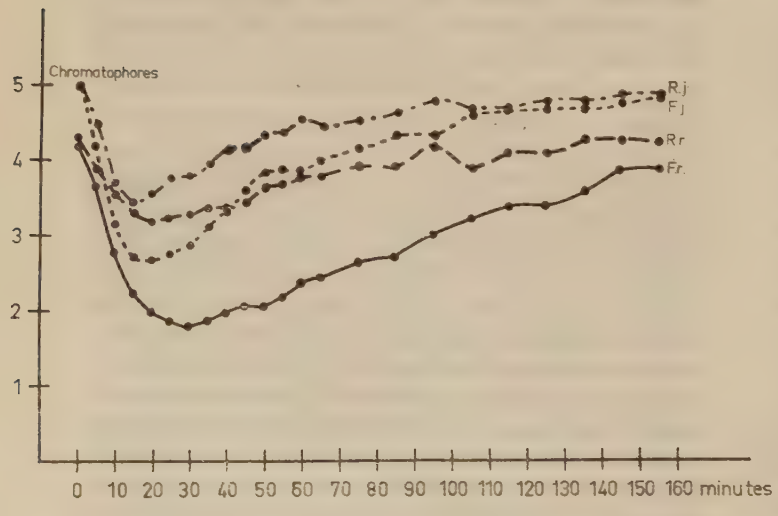



FIG. 46 — Action des extraits pédonculaires bouillis provenant de donneurs du stade D'"I maintenus sur fond blanc.

### *B. Extraits de glande du sinus*

Les extraits dont il est question ici ont été préparés à partir de crevettes adaptées au fond blanc et sont bouillis. Les expériences ont été faites en mars-avril avec des donneurs en C, D°, D'$_1$, D"'$_1$, à 16°. Le test a été refait en octobre à la même température avec des donneurs en C et D°. Les extraits frais seront examinés plus tard.

Les extraits provenant de crevettes au stade C (fig. 47) ont produit une violente contraction des pigments une vingtaine de minutes après l'injection. Quoique les expériences sur la glande du sinus n'aient pas eu lieu à la même époque que celles sur les extraits pédonculaires totaux et que la comparaison entre les deux séries d'injections ne puisse donc pas être exempte de critique, l'ampleur de la contraction

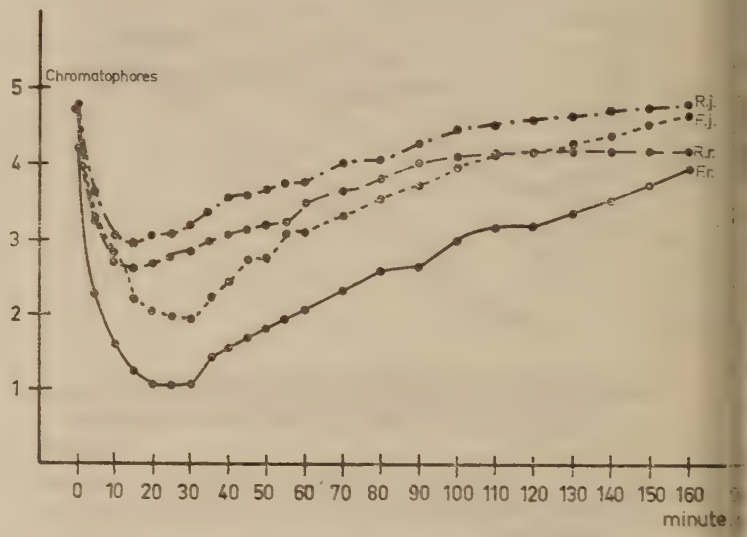



FIG. 47 — Action des extraits bouillis de glande du sinus provenant de donneurs du stade C maintenus sur fond blanc, au mois de mars.

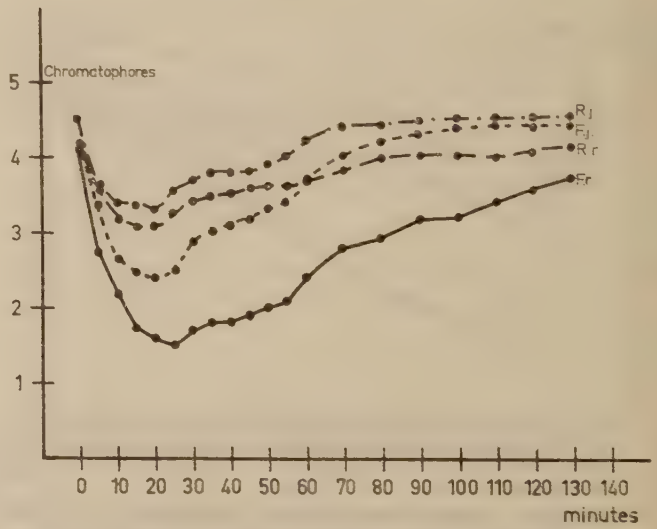



FIG. 48 — Action des extraits bouillis de glande du sinus provenant de donneurs du stade C maintenus sur fond blanc, au mois d'octobre.

relevée après l'injection de l'extrait de glande du sinus s'apparente à celle qui suivait l'injection d'extrait de P.O. dans cette série. En octobre, cet extrait de glande du sinus est moins puissant qu'au printemps (fig. 48).

Les donneurs au stade D° fournissent un extrait d'effet encore vigoureux, mais plus faible pour les époques correspondantes que ceux provenant de crevettes en C (fig. 49 et 50). Il y a une diminution certaine de l'activité de la glande entre les stades C et D°.

Ensuite le degré de contraction des chromatophores diffère très peu, que l'extrait provienne de crevettes en $D'_1$ ou en $D''_1$ (fig. 51 et 52). A ces stades, l'activité de la glande du sinus tend à ressembler à celle du P.O. total, comme au stade C. Nous avons dit que pour les extraits de P.O., l'activité baissait graduellement de C en $D''_1$ et qu'elle était encore en D° presque aussi forte qu'au stade C. La diminution du pouvoir chromactif de la glande du sinus au stade D° et peut-être $D'_1$ devrait donc être compensée par l'activité d'une autre source hormonale dans le pédoncule oculaire à ces stades.

Des extraits bouillis de pédoncules oculaires sans glande du sinus, prélevés après la mue de donneurs maintenus sur fond blanc, mais dont les pigments étaient complètement étalés, produirent encore une

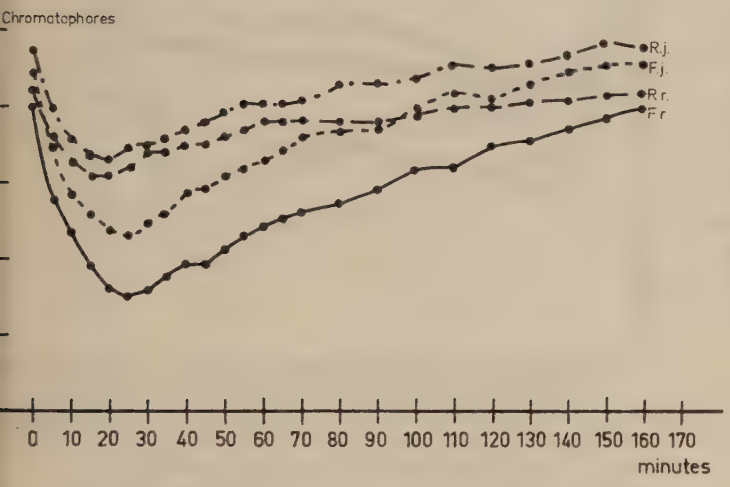



FIG. 49 — Action des extraits bouillis de glande du sinus provenant de donneurs du stade D° maintenus sur fond blanc, au mois de mars.

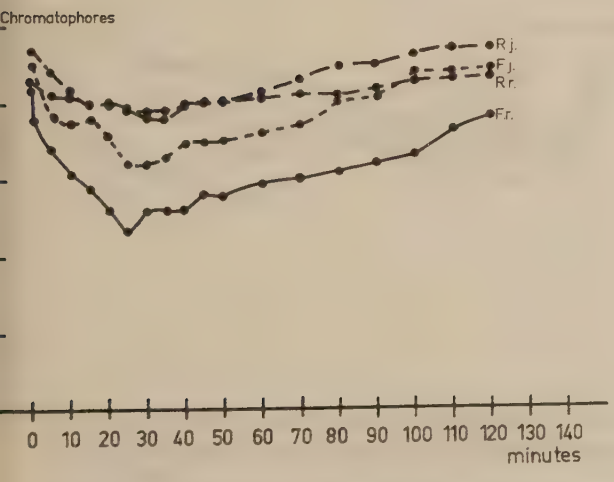



FIG. 50 — Action des extraits bouillis de glande du sinus provenant de donneurs du stade D° maintenus sur fond blanc, au mois d'octobre.

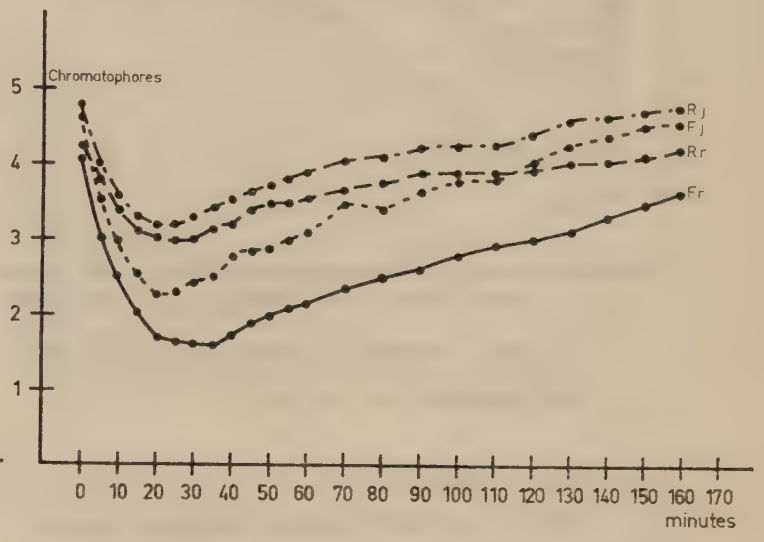



FIG. 51 — Action des extraits bouillis de glande du sinus provenant de donneurs du stade $D'_1$ maintenus sur fond blanc, au mois d'avril.

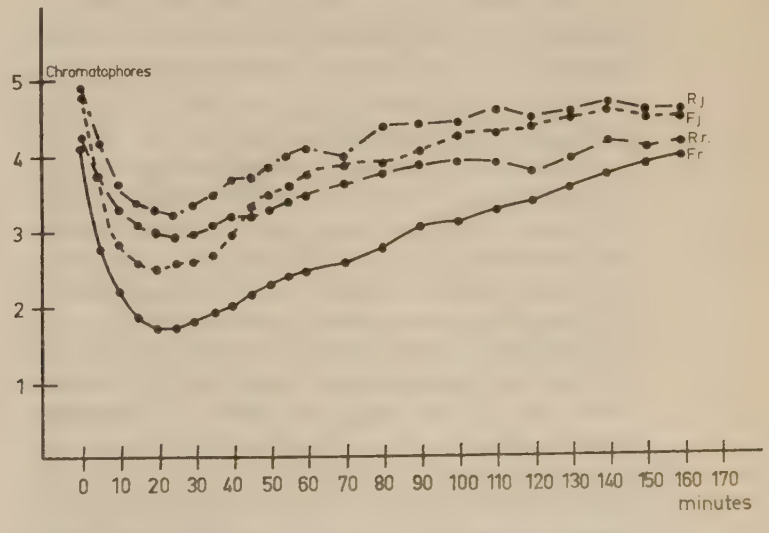



FIG. 52 — Action des extraits bouillis de glande du sinus provenant de donneurs du stade $D'''_1$ maintenus sur fond blanc, au mois de mars.

rapide et très forte contraction des chromatophores (fig. 53). Ce résultat établit l'intervention d'au moins un autre tissu secréteur dans le pédoncule oculaire. Son action en l'absence de glande du sinus ne serait pas apparente sans l'application d'un traitement approprié, ici l'ébullition.

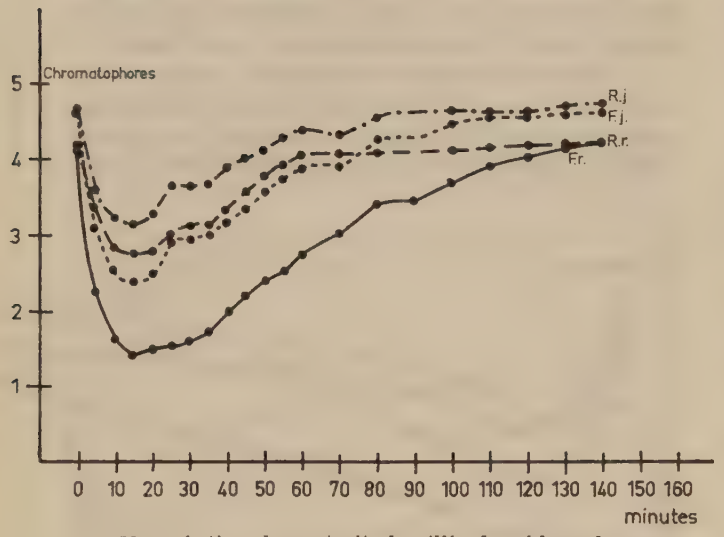



FIG. 53 — Action des extraits bouillis de pédoncules oculaires sans glande du sinus, après la mue des donneurs maintenus sur fond blanc.

*C. Extraits d'organe X*

Ces extraits sont préparés exactement comme ceux de la glande du sinus et éprouvés en même temps. Les extraits frais de cet organe seront examinés avec ceux de la glande du sinus, plus loin.

Les extraits qui proviennent de crevettes en C sont peu actifs, surtout sur les chromatophores des raies (fig. 54). Leur efficacité baisse encore en octobre et elle est très faible en novembre (fig. 55).

Par contre, l'activité croît pour les extraits prélevés sur des *Palaemon serratus* au stade D° (fig. 56). La diminution du pouvoir chromactif s'observe cependant toujours à l'automne (fig. 57). Mais de tous les extraits d'organe X, les plus puissants proviennent d'individus au stade $D'_1$ (fig. 58). Leur action est particulièrement visible sur les chromatophores des raies. Elle est comparable ou supérieure à celle de la glande du sinus selon la catégorie de chromatophores : les jaunes sont très sensibles (cf. PANOUSE, 1946) ainsi que les rouges des raies. Les chromatophores rouges du « fond » réagissent de la même manière qu'aux extraits de glande du sinus. Finalement, l'action de cet extrait d'organe X et de celui prélevé au stade suivant $D''_1$ (fig. 59), ressemble fort à celle des extraits de glande du sinus et du P.O. (celui-ci analysé en décembre).

L'injection de l'extrait bouilli de P.O. sans organe X, préparé après la mue des donneurs et dans les mêmes conditions que l'extrait parallèle de P.O. sans glande du sinus, entraîne encore une légère contraction de tous les chromatophores. Il reste encore par conséquent une quantité appréciable, bien qu'inactive, de matériel hormonal. Cette substance a donc une origine multiple, mais sa source essentielle reste l'organe X.

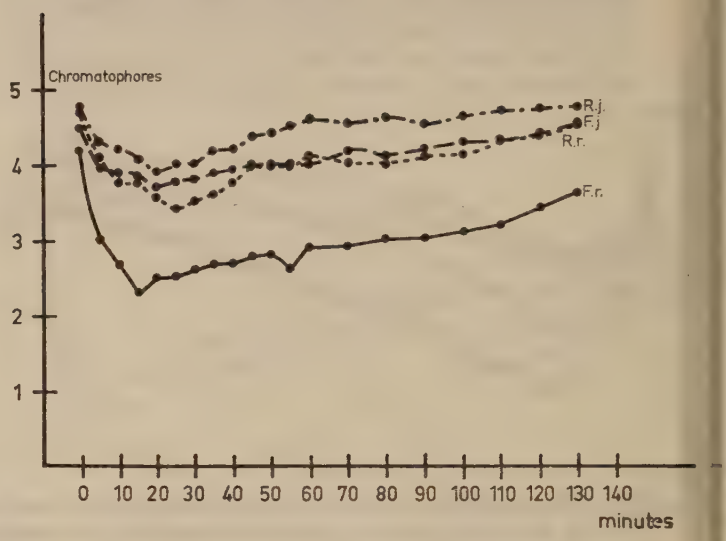



FIG. 54 — Action des extraits bouillis d'organe X provenant de donneurs du stade C maintenus sur fond blanc, au mois de mars.

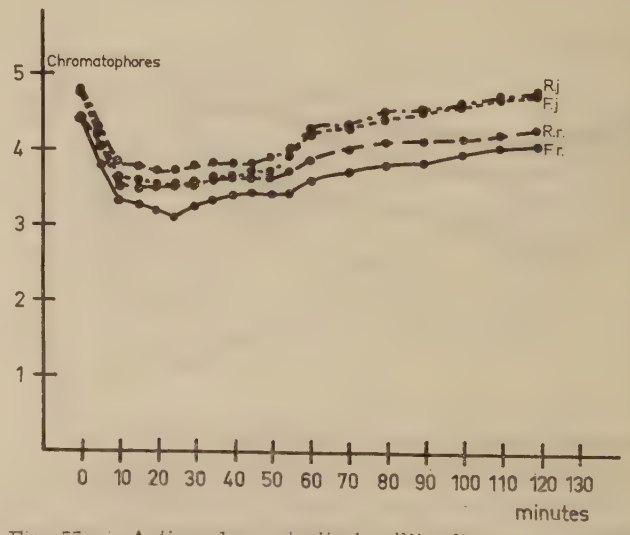



FIG. 55 — Action des extraits bouillis d'organe X provenant de donneurs du stade C maintenus sur fond blanc, au mois d'octobre.

*D. Essai de distinction entre les principes chromactifs de la glande du sinus et de l'organe X*

J'ai essayé de distinguer les extraits frais de glande du sinus de ceux d'organe X à un stade où l'action de ces extraits bouillis est voisine. J'ai choisi pour cette expérience le stade $D'_1$ qui présente aussi l'avantage d'être celui où l'organe X est le plus actif. Les expériences ont eu lieu au mois d'août, à une température maintenue aux environs de 21°.

La comparaison des résultats d'injections d'extraits frais de P.O. entier, de glande du sinus ou d'organe X, préparés à partir de crevettes adaptées depuis 3 jours au fond blanc, montre le parallélisme évident qui existe entre l'activité de la glande du sinus et celle du P.O. total (fig. 60 et 61). Le degré de contraction des chromatophores est pratiquement le même dans les deux cas. Par contre, il est très inférieur après l'injection d'extraits d'organe X (fig. 62). Or la force de ces extraits est développée par ébullition. Il apparaît donc que le principe chromactif de l'organe X se trouve partiellement sous une forme inactive, la glande du sinus contenant, elle, surtout de la substance active.

Une remarque essentielle s'impose ici. J'avais déjà montré que les extraits d'un organe à un stade donné n'avaient pas une activité identique à deux époques différentes. Ici c'est encore plus frappant. Tandis que l'efficacité des extraits frais de P.O. (pour

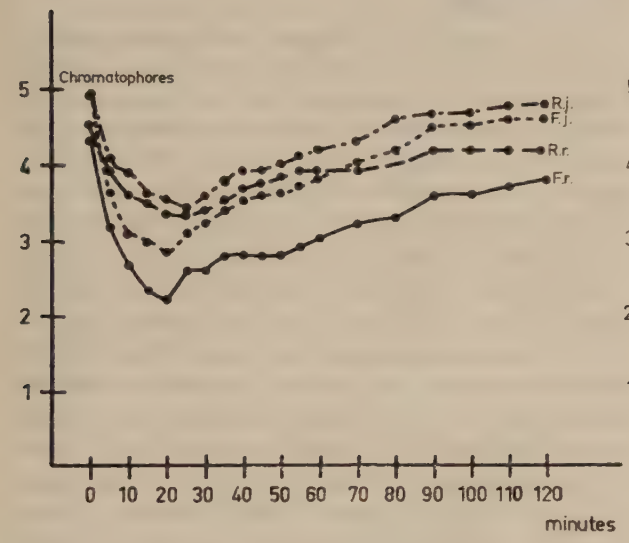



FIG. 56 — Action des extraits bouillis d'organe X provenant de donneurs du stade D° maintenus sur fond blanc, au mois de mars.

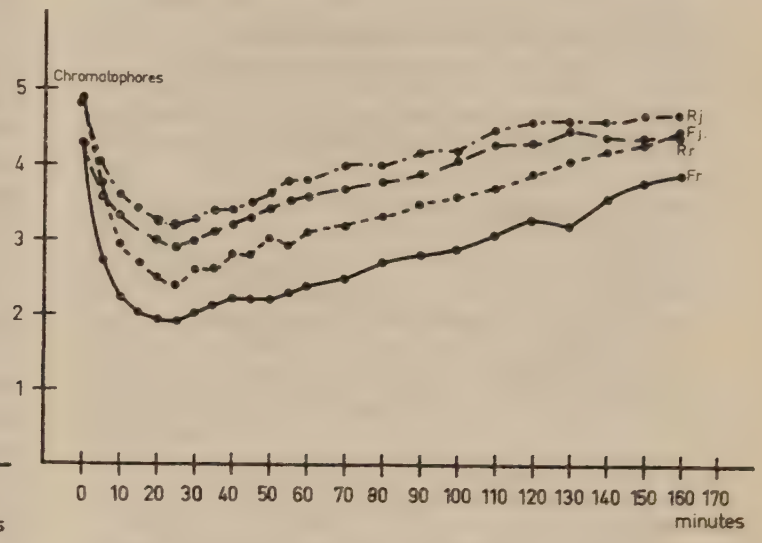



FIG. 58 — Action des extraits bouillis d'organe X provenant de donneurs du stade D'I maintenus sur fond blanc, au mois d'avril.

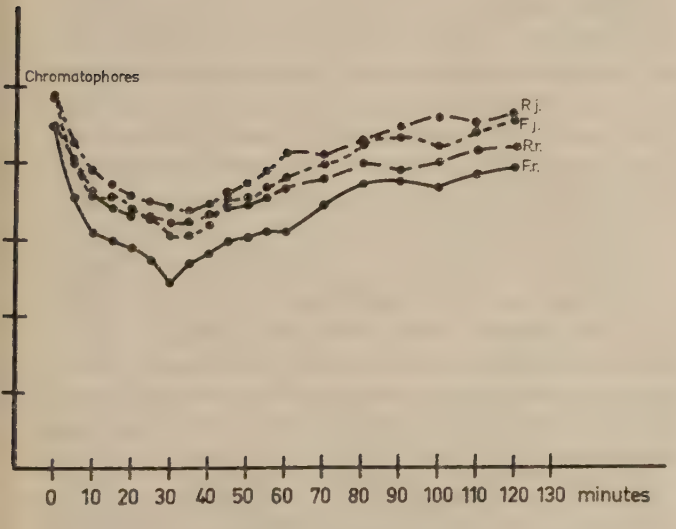



FIG. 57 — Action des extraits bouillis d'organe X provenant de donneurs du stade D° maintenus sur fond blanc, au mois d'octobre.

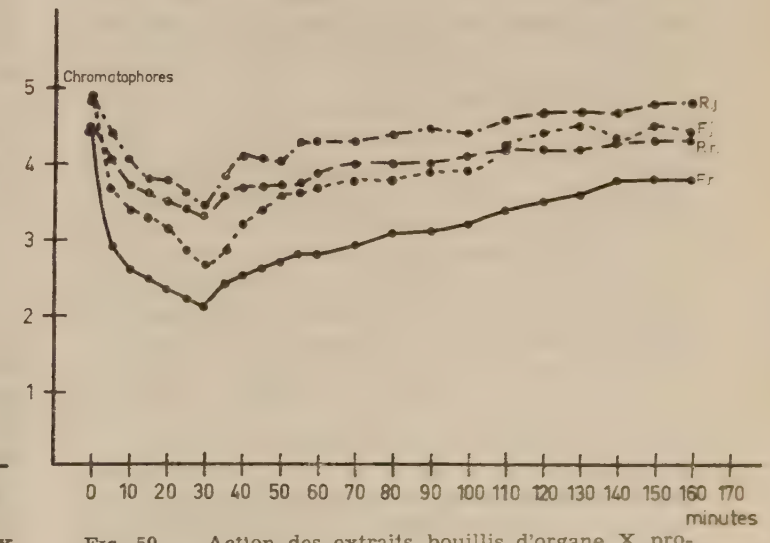



FIG. 59 — Action des extraits bouillis d'organe X provenant de donneurs du stade D'''I maintenus sur fond blanc, au mois d'avril.

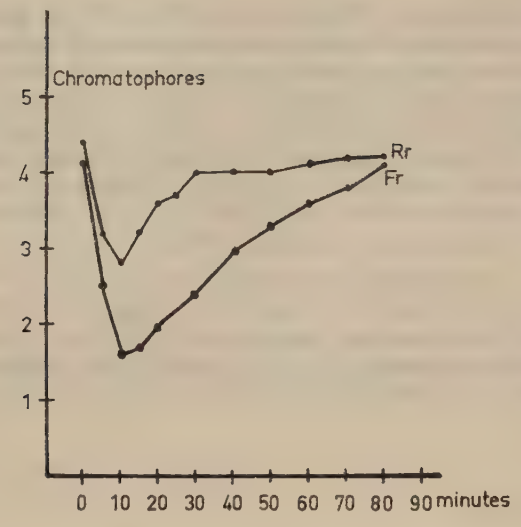



FIG. 60 — Action des extraits frais de glande du sinus provenant de donneurs du stade $D'_1$ au mois d'août.

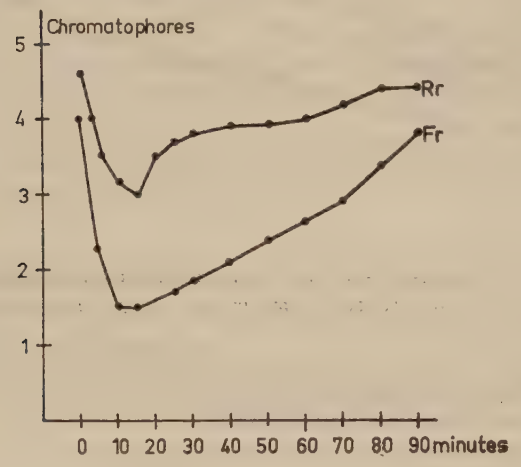



FIG. 61 — Action des extraits frais de P.O. provenant de donneurs du stade $D'_1$, au mois d'août.

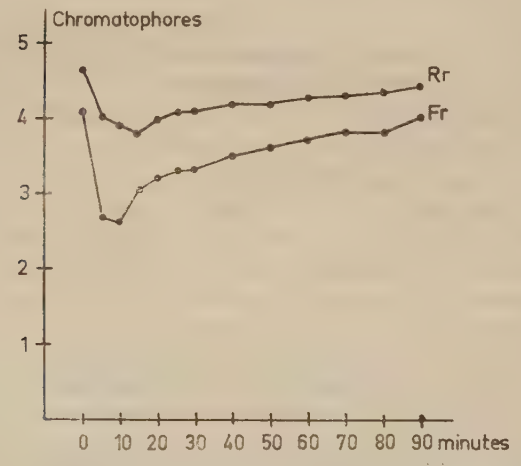



FIG. 62 — Action des extraits frais d'organe X provenant de donneurs du stade $D'_1$, au mois d'août.

le stade C) se révèle très faible en décembre, elle devient bien plus puissante au début du mois d'août (et pourtant il s'agit d'extraits théoriquement déjà plus faibles au stade $D'_1$). Il existe visiblement un rythme annuel dans la sécrétion hormonale du P.O. Il apparaîtra d'ailleurs dans un autre phénomène (mue). Au titre de simple référence, cette action est alors si puissante que les extraits frais de P.O. ou de glande du sinus d'individus au stade $D'_1$, au mois d'août, ont une influence sur les chromatophores identique à celle des mêmes extraits bouillis du mois de mars. Mais cette remarque n'est pas aussi valable pour l'organe X, dont l'extrait frais reste plus faible que l'extrait bouilli du mois de mars, ce qui n'est nullement étonnant.

Ceci m'amène à souligner avec quelle prudence il faut comparer les résultats d'expériences d'injections. Ils sont certes spectaculaires : les réponses sont nettes, rapides, distinctes, mais les conditions expérimentales sont trop variables dans les divers travaux publiés pour permettre une interprétation rigoureuse des phénomènes observés. Le plus souvent, le stade des donneurs comme celui des récepteurs n'est pas relevé. Or les réponses varient cependant dans un ordre de grandeur appréciable en fonction de ces stades. Les sexes ne sont pas mentionnés. DRACH (1955) a rappelé que chez les femelles, en période de vitellogénèse, les résultats pouvaient être profondément troublés et faussement interprétés. La liaison entre la vitellogenèse et la sécrétion hormonale pédonculaire a été parfaitement établie (PANOUSE, 1946). Ce n'est donc pas non plus un facteur à négliger dans les études quantitatives. Les tailles des animaux utilisés ne sont pas non plus précisées et ceci est important pour les tailles des organes étudiés : PANOUSE, toujours, a montré que le seuil d'activité était très bas (0,01 P.O./cc.) et que l'intensité de la contraction était liée à la concentration du matériel, actif à de très petites doses. Je viens de dire plus haut que l'époque expérimentale intervenait, il faudrait ajouter aussi que les résultats diffèrent suivant que l'expérience est conduite dans la matinée ou dans l'après-midi, en raison du rythme diurne des pigments ; enfin la température, la durée d'adaptation au fond (FINGERMAN et *al.* déjà cités), l'âge des extraits, sont autant de causes de variabilité dans les réponses d'une même espèce. C'est pourquoi, puisque les injections sont d'un emploi de plus en plus généralisé dans la recherche endocrinologique, il faudrait préciser, avant tout, ces conditions expérimentales, les « normaliser » en quelque sorte, faute de quoi, les résultats qu'elles nous fournissent ne pourront être interprétés qu'avec la plus grande précaution.

*Discussion sur les expériences d'injections*

On sait déjà que les extraits les plus actifs sont ceux du pédoncule oculaire entier, mais leur efficacité n'est pas constante : elle décroît graduellement à partir du stade $D^0$ jusqu'à la fin du stade $D_1$. La glande du sinus a une action puissante sur les chromatophores. BROWN (1940) considèrait que chez *Palaemonetes vulgaris* presque toute l'activité hormonale du P.O. s'y trouvait concentrée. Cette opinion fut confirmée par PANOUSE pour la glande du sinus de *Palaemon serratus*. Aux stades C et $D_1$, le pouvoir actif de la glande du sinus se confond en effet avec celui du P.O., mais il est au stade $D^0$ légèrement inférieur. Les extraits de glande du sinus offrent une autre ressemblance avec ceux du P.O. par leur activité à l'état frais. L'examen de ces extraits bruts montre que le matériel contenu dans la glande du sinus est directement actif. Ceci est à rapprocher d'une constatation de FINGERMAN (1959), qui notait une concentration du pigment rouge de *Palaemonetes vulgaris* plus grande après l'injection d'extrait brut de cette glande qu'après l'injection de ce matériel bouilli. Les extraits d'organe X sont, d'une manière générale, moins efficaces que ceux de la glande du sinus. A l'état frais, ils n'ont que très peu d'action, mais leur activité est développée par ébullition. Inactive par nature, cette substance ne peut donc être utilisée qu'après une transformation qui ne se fait pas entièrement dans l'organe X lui-même. De plus, la sécrétion de cette glande est cyclique : elle est moins importante au stade C qu'au stade $D_1$.

DISCUSSION GENERALE, HYPOTHESES ET CONCLUSIONS

Les expériences d'ablations et d'injections ont permis de trouver dans la *pars distalis* de l'organe X une forme inactive de l'hormone chromatophorique. Celle-ci doit être transformée presque totalement hors de l'organe X (les extraits bruts de cet organe ne sont que très faiblement actifs). Toutes les expériences faites inclinent à penser qu'il s'agit d'un précurseur de l'hormone active, contenue surtout dans la glande du sinus. Ainsi synthèse et libération de l'hormone sont séparées : elle se font dans des glandes différentes et ne sont pas obligatoirement simultanées (libération d'hormone éclaircissante dans la phase nocturne du rythme nycthéméral). Les deux glandes ont des liens de fonctionnement étroits : la glande du sinus reçoit le précurseur de l'organe X selon un rythme défini (lié au cycle d'intermue), le transforme, puis libère cette hormone selon les besoins adaptatifs (mouvements et synthèse des pigments) et ceux du rythme diurne. Cependant, si la glande du sinus dépend bien de l'organe X, elle peut aussi influencer le taux de synthèse dans cet organe au cours d'une adaptation à long terme qui entraîne d'une façon prolongée la libération ou l'inhibition de libération de l'hormone. Les deux phases du contrôle hormonal sont soumises à l'influence des facteurs externes qui agissent sur l'une et sur l'autre : les variations d'éclairage ont à la fois une répercussion sur le taux de synthèse et sur celui de libération ; la température accélère la vitesse de transformation du précurseur, mais à partir d'une certaine limite bloque la libération de l'hormone (les chromatophores sont plus étalés à une température très élevée). Parmi ces facteurs, certains sont périodiques et cela m'amène à envisager un autre aspect important du contrôle hormonal des chromatophores : il concerne leurs rythmes.

Il en existe au moins deux importants. Le rythme diurne, que je crois dicté essentiellement par les variations de sécrétion dans la glande du sinus, est le plus apparent. Il convient de rappeler ici l'hypothèse de BROWN (1949) selon laquelle deux centres possédant tous les deux une rythmicité établie sur 24 heures maintiendraient l'allure cyclique normale des changements de couleur : le centre 1 doué d'une rythmicité endogène, profondément inscrite, persistante, agirait sur le centre 2, de rythmicité plus labile. La lumière inhiberait l'influence du centre 1 sur le centre 2. Ce centre 2, contrôlant directement les mouvements pigmentaires semble devoir être la glande du sinus. En effet, le rythme diurne est détruit par ablation de la glande du sinus, mais se conserve après celle de l'organe X. Le centre 1 serait situé dans les ganglions cérébraux. Malheureusement peu d'expériences ont été faites sur les Natantia pour étudier ce rythme : presque tous les résultats connus ont été obtenus sur des crabes dont le comportement est différent.

Un second rythme est lié au cycle d'intermue. La neurosécrétion n'est pas constante dans les P.O. au cours de l'intermue. B. et M. SCHEER (1954) ont trouvé une corrélation entre le degré d'expansion des chromatophores et la durée des stades d'intermue. Ils admettent que « les facteurs humoraux qui contrôlent l'expansion des chromatophores participent aux processus métaboliques du cycle d'intermue ». Au début de l'intermue, la glande du sinus est particulièrement active, puis elle perd de son efficacité au début du stade D. Le taux de l'hormone est alors relevé dans le P.O. et maintenu à peu près constant, à peine plus faible qu'au stade C, par la sécrétion de l'organe X, importante à ce stade. Mais il est certain que d'autres groupes cellulaires du P.O., et peut-être du système nerveux central, participent aussi à l'approvisionnement de la glande du sinus, notamment au stade C. DRACH et GABE (1962) ont constaté une évolution diphasique dans la *pars ganglionaris* de l'organe X : la quantité du produit sécrété atteint en effet un premier maximum à la fin du stade C et un second maximum entre $D'_1$ et $D''_1$.

Enfin, j'ai pu déceler par des différences d'activité entre les extraits, un troisième rythme, de caractère annuel. La quantité du principe actif présent dans le P.O. n'est pas constante au cours de l'année : elle est plus faible à l'automne qu'au printemps et en été. Je suppose qu'il s'agit là d'une action géné-

rale des saisons sur le métabolisme. Les variations saisonnières de la période d'illumination quotidienne, l'évolution de la température et peut-être aussi les différences dans l'alimentation entraînent une accélération ou un ralentissement cyclique du métabolisme (BROWN, SANDEEN et RALPH, 1954, ont montré l'existence d'un rythme lunaire dans la consommation d'oxygène chez *Uca*, par exemple). En admettant que l'hypothèse de SCHEER soit exacte, ce qui est très probable, on peut concevoir que le rôle du système hormonal du P.O. est aussi d'ajuster l'évolution du métabolisme à celle des conditions externes.

Tabl. 63. — TABLEAU RÉCAPITULATIF DES EXPÉRIENCES D'INJECTIONS

| Stade des donneurs | Catégorie d'extrait | Préparation | Nb. d'expériences | Nb. d'individus | Mois | Température |
|---|---|---|---|---|---|---|
| C | P.O. (fond blanc) | frais | 1 | 10 | décembre | 14° |
| C | P.O. (fond noir) | frais | 1 | 10 | décembre | 16° |
| C | P.O. (fond blanc) | bouilli | 2 | 20 | décembre | 15° |
| C | P.O. (fond noir) | bouilli | 2 | 20 | décembre | 14°5 |
| D° | P.O. (fond blanc) | bouilli | 2 | 15 | décembre | 13°5 |
| D'$_1$ | P.O. (fond blanc) | bouilli | 2 | 20 | décembre | 13°5 |
| D'$_1$ | P.O. (fond blanc) | frais | 2 | 15 | août | 22° |
| D"'$_1$ | P.O. (fond blanc) | bouilli | 2 | 16 | décembre | 13°5 |
| C | Gl.S. (fond blanc) | bouilli | 2 | 20 | mars | 16° |
| C | Gl.S. (fond blanc) | bouilli | 2 | 30 | octobre | 16° |
| D° | Gl.S. (fond blanc) | bouilli | 2 | 20 | mars | 16° |
| D° | Gl.S. (fond blanc) | bouilli | 1 | 15 | octobre | 16° |
| D'$_1$ | Gl.S. (fond blanc) | bouilli | 2 | 20 | avril | 16° |
| D'$_1$ | Gl.S. (fond blanc) | frais | 2 | 20 | août | 21° |
| D"'$_1$ | Gl.S. (fond blanc) | bouilli | 2 | 20 | mars | 16° |
| ap.mue | P.O. - Gl.S. (fond blanc) | bouilli | 2 | 20 | avril | 16° |
| C | Org. X (fond blanc) | bouilli | 2 | 30 | mars | 16° |
| C | Org. X (fond blanc) | bouilli | 2 | 30 | octobre | 16° |
| D° | Org. X (fond blanc) | bouilli | 2 | 20 | mars | 16° |
| D° | Org. X (fond blanc) | bouilli | 2 | 30 | octobre | 16° |
| D'$_1$ | Org. X (fond blanc) | bouilli | 3 | 30 | avril | 17° |
| D'$_1$ | Org. X (fond blanc) | frais | 2 | 15 | août | 21° |
| D"'$_1$ | Org. X (fond blanc) | bouilli | 3 | 30 | avril | 17° |
| ap.mue | P.O. - Org. X (fond blanc) | bouilli | 2 | 20 | mars | 16° |

TROISIEME PARTIE

# DEROULEMENT DU CYCLE D'INTERMUE ET CONTROLE PEDONCULAIRE DE LA MUE

## HISTORIQUE

La croissance des Crustacés est un phénomène discontinu, dépendant de la mue. Elle est limitée à une courte période entre le rejet de l'ancienne carapace et le durcissement de la nouvelle. Les processus métaboliques et anatomiques qui aboutissent à l'exuviation se déroulent suivant un cycle de modalités constant ou cycle d'intermue : dès que l'animal a mué, il accroît ses dimensions, durcit son tégument (postmue) ; à cette période de croissance succède une phase de repos (intermue), suivie d'une période active de préparation du nouvel exosquelette (prémue).

Très tôt ZELENY (1905), puis MEGUSAR (1912) remarquèrent que des crabes ou des écrevisses privés de leurs pédoncules oculaires avaient des mues anticipées. BROWN (1938), ABRAMOWITZ, R. et K. (1939), BROWN et CUNNINGHAM (1939), HANSTRÖM (1939), SMITH (1940), KLEINHOLZ et BOURQUIN (1941), KYER (1942), SCUDAMORE (1942-1947), DRACH (1944), BAUCHAU (1948), GUYSELMAN (1953), DEMEUSY (1959), VERNET-CORNUBERT (1959, 1960, 1960) redécouvrirent cette accélération de la mue et attribuèrent cet effet à la suppression d'un facteur inhibiteur de la mue présent dans les P.O. La production de ce principe fut située dans la glande du simus, mais BLISS (1951, 1953) contesta l'action de cette glande sur la mue. Les travaux de PASSANO (1951, 1952, 1953) confirmèrent ceux de BLISS en apportant la preuve expérimentale du peu d'efficacité de la glande du sinus dans les phénomènes de la mue, et de l'importance, au contraire, de l'organe X. Le caractère neurosécréteur de cet organe avait d'ailleurs été reconnu lors d'études histologiques (BLISS et WELSH, 1952 ; BLISS, WELSH et DURAND, 1954 ; PASSANO, 1951, 1952, 1953, 1954 ; DURAND, 1956 ; GABE, 1952, 1953, 1954 ; DRACH et GABE, 1960, 1962). La conséquence de ces recherches fut de réduire le rôle de la glande du sinus à celui d'organe de réserve et de libération du produit sécrété par l'organe X (et d'autres parties du système nerveux central) et transporté le long du tractus qui unit les deux glandes.

Dans la plupart de ces expériences, on utilisa comme matériel des crabes ou des écrevisses et les résultats obtenus furent remarquablement homogènes. Chez les Natantia, par contre, une difficulté d'interprétation est née du fait de comportements différents après l'ablation des pédoncules oculaires. Tandis que DRACH (1944) relevait après cette opération une accélération du rythme des mues, CARLISLE (1953), CARLISLE et DOHRN (1952, 1953), YOSHIDA (1952), SCHEER, B. et M. (1954), notaient un ralentissement ou une absence d'influence. CARLISLE suggèra alors l'existence d'une hormone accélératrice de la mue dans les deux organes X, mais cette hypothèse fut repoussée par DRACH (1955) en raison de l'interférence des phénomènes de vitellogénèse avec ceux de mue. Une hormone de mue a cependant été découverte, mais indépendamment du P.O., dans les organes Y décrits auparavant par GABE (1953, 1954). Par un ensemble très complet d'expériences, ECHALIER (1954, 1955, 1956, 1957) a prouvé l'intervention positive de cet organe Y dans le déclenchement de la mue chez les Brachyoures.

On connaît donc beaucoup mieux chez les Brachyoures que chez les Natantia les influences hormonales qui s'exercent dans le contrôle de la mue. Les ablations sélectives d'organes X ou Y ont été pratiquées sur des crabes ; chez les crevettes, de telles opérations, précisément, n'ont pas encore été faites à cause de leur difficulté : elles s'imposaient en raison de la divergence des résultats produits par les expériences d'injections et d'ablations. J'ai donc tenté sur *Palaemon serratus* de réviser les données concernant l'action hormonale du P.O. et de dissocier l'influence de la *pars distalis* de l'organe X de celle de la glande du sinus, ceci en précisant et en maintenant aussi constantes qu'il est possible les conditions expérimentales.

## CYCLE D'INTERMUE

Avant d'étudier l'action de l'ablation de l'organe X sur les phénomènes de mue, il convient de rappeler les étapes que parcourt la crevette entre deux exuviations. DRACH (1939) a décrit le cycle d'intermue des crabes et l'a étendu aux Natantia (1944) où justement *Palaemon serratus* servit de modèle. Par la suite (1958), des modifications furent apportées par le même auteur à ce premier schéma. PASSANO (1960) les a résumées dans un tableau que j'ai utilisé pour la caractérisation des stades.

*Stade A*

A 1 : Carapace très molle. Dans les soies, le protoplasme remplit tout l'espace libre. Cette étape très courte qui suit la mue ne dure que quelques heures.

A 2 : (anciennement B). Branchiostégites très souples, se déprimant sous une pression des doigts. Le contenu de la soie se rétracte et n'occupe plus que la moitié basale de la soie. Cette étape est très brève, et s'achève en quelques heures.

*Stade B*

B 1 : (anciennement C $\alpha$). Branchiostégites semi-rigides. Exosquelette parcheminé. La matière de la soie est formée de fibrilles nerveuses entourées d'éléments conjonctifs. La durée de cette étape s'étend sur plusieurs jours.

B 2 : Dans la soie apparaît le début d'un ajutage conique, sorte d'étui qui enfermera la matrice.

*Stade C* : (ex C $\beta$). Exosquelette complètement achevé ; branchiostégites rigides. L'étui conique de la soie est complètement formé : il est terminé dans sa partie distale par une pointe et se raccorde tangentiellement par sa partie proximale aux parois externes de la soie. Ce stade est long et marque une période d'équilibre physiologique. C'est l'intermue proprement dite.

*Stade D*

$D^o$ : Période d'activité hormonale, caractérisée par le décollement de l'épithélium de l'ancienne cuticule.

$D'_1$ : Début de formation de la nouvelle soie : un pli circulaire apparaît autour du faisceau nerveux des soies. Période longue, indiquant le début de construction du nouvel exosquelette.

$D''_1$ : Le pli circulaire se creuse : il atteint sa profondeur maximale, c'est-à-dire la moitié de la longueur de la soie. La sécrétion de la nouvelle épine commence.

$D'''_1$ : Les parois du pli sécrètent l'étui squelettique de la nouvelle soie (barbules, crochets).

$D_2$ : Formation des couches pré-exuviales du nouveau tégument.

$D_3$ : Résorption du vieil exosquelette. Période très courte.

$D_4$ : Fente de déhiscence dans le tégument.

*Stade E* : Exuviation : l'animal émerge de son ancienne carapace.

### OBSERVATIONS

Chez les Natantia, la mue se reproduit à intervalles fréquents pendant toute la vie des individus, mais la succession des mues n'est pas régulière : la variabilité de la durée d'un cycle d'intermue est en effet liée à plusieurs facteurs. Les uns sont externes, comme la température, la lumière, l'alimentation, les autres relèvent de l'état physiologique des animaux : taille, régénération, vitellogénèse ou incubation... Enfin il est possible d'agir expérimentalement sur la durée d'un cycle en enlevant certains centres impliqués dans le contrôle hormonal de la mue.

Avant d'analyser les résultats des expériences sur l'organe X, il me paraît souhaitable de résumer auparavant l'ensemble de mes observations sur l'incidence de la mue.

#### 1. Variabilité annuelle du cycle d'intermue en fonction de la température

La cadence des mues n'est donc pas régulière au cours de l'année. Il est évident que les changements thermiques accélèrent ou ralentissent la fréquence des mues. D'une manière générale, la chaleur avance la mue et le froid la retarde. Ce fait est connu : Hess (1941) enregistrait, par exemple, un raccourcissement de la durée de l'intermue de 22,1 % chez *Crangon armillatus* pour une élévation de température de 3°5. Inversement, Drach (1944) a pu citer un effet quantitatif du froid d'autant plus important que la température est plus basse : ainsi, le cycle de *Palaemon serratus* est allongé de 21 % entre 14 et 12° et de 50 % entre 12 et 10°. Plusieurs auteurs ont noté aussi des températures critiques au-dessous ou au-delà desquelles la mue ne peut avoir lieu (Drach, 1949 (*Xantho floridus*) ; Carlisle, 1954 (*Carcinus*) ; Bliss, 1956 (*Gecarcinus*) ; Roberts, 1957 (*Pachygrapsus crassipes*). De mon côté, j'ai constaté que la durée des étapes C et D variait selon l'époque de l'année, en observant des animaux de taille voisine (entre 60 et 70 mm), de même sexe (mâles), choisis au stade C et maintenus en élevage sur un fond blanc éclairé, à la température normale de l'eau pour les différentes époques où ces expériences ont été faites. Ainsi pour une douzaine de crevettes déjà au stade C, la durée moyenne de la portion du cycle depuis ce stade jusqu'à la mue est indiquée dans le tableau 64, en fonction des expériences mensuelles.

Tabl. 64. — Variabilité annuelle du temps nécessaire à des *P. serratus* du stade C pour atteindre la mue (à température variable).

| Epoque | Température moyen. eau | Durée obtenue (jours) |
|---|---|---|
| Décembre | 13° | 26 |
| Janv.-Février | 14° | 27 |
| Mars | 16° | 22,2 |
| Avril | 17° | 20,7 |
| Mai | 19° | 14,5 |
| Juin | 24°3 | 12,6 |
| Juillet | 25°5 | 12,2 |
| Août | 26°4 | 9,5 |
| Septembre | 25°4 | 10,8 |
| Oct.-Novembre | 17° | 18 |
| Nov.-Décembre | 15°3 | 22,6 |

Il est clair que la longueur de l'intermue croît en fonction de l'abaissement de la température. Cet allongement s'amorce en septembre, augmente et se poursuit tout l'hiver, avec une valeur maximale en janvier-février. La durée de l'intermue diminue ensuite à partir du printemps, parallèlement au réchauffement de l'eau. Elle atteint une valeur limite minimale en fin août. Ainsi la courbe de variabilité annuelle de la longueur de l'intermue se trouve en sens inverse de celle de la température.

**2. Rythme interne**

Le rythme annuel, quoique très fortement modelé par les changements de la température extérieure, semble profondément inscrit dans le comportement physiologique de la crevette, puisqu'il persiste même à une température constante. En effet, en maintenant la température autour de 17°5, la rythmicité annuelle de la durée de l'intermue se retrouve, moins accusée certes, mais toujours marquée par un allongement en hiver et un raccourcissement en été.

Dans des conditions comparables à celles que j'ai citées précédemment, les temps moyens obtenus à cette température, pour le parcours du même intervalle de cycle (une partie du stade C et le stade D complet), sont réunis dans le tableau 65.

Tabl. 65. — Variabilité du temps nécessaire à des *P. serratus* du stade C pour atteindre la mue (à température constante).

| Epoque | Durée obtenue (jours) |
|---|---|
| Sept.-Octobre | 12,1 |
| Novembre | 14,5 |
| Décembre | 19,5 |
| Février | 22,3 |
| Mars | 21,8 |
| Avril | 18,5 |

Je n'ai malheureusement pas pu, pour des raisons techniques, poursuivre au-delà du mois d'avril cette série d'expériences, néanmoins l'existence d'un rythme interne, indépendant de la température, me semble évidente. Il est difficile de décider si cette périodicité est endogène, c'est-à-dire si elle correspond à un rythme interne pré-existant, ou bien si elle est dûe à un rythme complètement exogène qui tendrait à s'effacer avec la disparition du facteur thermique : il est possible que la longueur de l'intermue observée soit conditionnée encore par celle qui la précède. Pourtant une expérience de contrôle renforce l'hypothèse de l'existence d'un rythme interne. J'ai obtenu au mois de juillet, dans une chambre à 14°, des mues plus rapides que celles du mois de janvier à la même température (24 jours), mais naturellement plus tardives que celles obtenues chez les animaux maintenus dans les bacs à 25°. Comme les sujets choisis pour ces expériences sont tous mâles, on ne peut faire intervenir l'argument d'une mâturation ovarienne qui aurait pu allonger en hiver la durée du cycle observé.

De même en comparant les longueurs de cette partie de l'intermue à deux époques différentes, mais à une même température de l'eau, à 17°, par exemple, en avril et en octobre-novembre, le cycle apparaît plus court à l'automne. Ce n'est pas un hasard car le fait se répète : en juillet et en septembre, les températures de l'eau sont presque semblables (moyenne de 25°5), cependant la vitesse de mue est plus rapide en septembre qu'en juillet. Il est donc permis de penser que le mécanisme de contrôle de la mue évolue au cours de l'année, puisque des animaux placés dans des conditions très semblables d'élevage n'ont pas le même comportement à deux saisons différentes. Ce rythme d'un mécanisme interne, déjà influencé par les changements thermiques, pourrait bien dépendre aussi des variations saisonnières de la durée d'illumination quotidienne, autrement dit de la durée du « jour ».

**3. Fréquence des stades d'intermue au cours de l'année**

Une autre manière d'estimer la durée de l'intermue est de déterminer dans les récoltes la fréquence des stades. Un exemple de détermination de la durée relative et absolue des étapes a été proposé par DRACH (1944) pour une récolte de *P. serratus*. De cette façon, l'influence de la température et de la saison sur la longueur du cycle apparaît nettement. J'ai suivi pendant un an et demi la distribution des stades d'intermue dans des lots de crevettes prélevés sur les récoltes des pêcheurs. Cette étude a nécessité de très nombreux examens (de 2 à 5 par mois), sur des quantités significatives d'animaux (de 50 à 180). Les récoltes faites par les pêcheurs ont l'avantage d'être suffisamment homogènes quant à la taille des individus (de 50 à 70 mm) pour considérer ce facteur comme constant d'un examen à l'autre. Par contre,

les sexes sont, naturellement, mélangés, mais avec des proportions variables au cours de l'année. En plein hiver (de décembre à février), les femelles sont nombreuses, les incubantes sont particulièrement abondantes dans les tas exposés. A partir du printemps elles se raréfient, en même temps il devient plus difficile de reconnaître les sexes. Les échantillons de population étudiés ont été pris en « vrac » dans ces récoltes, mais toutefois, j'ai rejeté les femelles incubantes qui auraient faussé les pourcentages. Durant l'incubation les femelles semblent bloquées au stade C ou plutôt n'évoluent que très lentement vers la mue qui suit de plusieurs jours l'éclosion des œufs. On ne peut donc dans une étude comparative sur la vitesse de mue tenir compte d'animaux plus ou moins stationnaires.

J'ai essayé de résumer sommairement ces examens et d'en déduire la durée relative des stades C et D en fonction des pourcentages moyens relevés mensuellement. J'ai choisi comme durée correspondante totale des stades C et D, les temps les plus longs requis par des animaux sélectionnés au stade C, à chacune de ces époques, pour parvenir à la mue. Ces crevettes se trouvant moins avancées dans l'intermue, le temps qu'il leur faut pour arriver à l'exuviation tend à se rapprocher de la valeur réelle de la durée des étapes C + D. Le tableau 66 groupe ces résultats.

On voit tout de suite que le stade D est toujours plus long que le stade C (fait déjà reconnu par DRACH, 1944). La durée du stade B n'a pas été calculée ici : je n'ai pas dénombré beaucoup d'individus à ce stade (le taux est généralement inférieur à 10%). Pourtant, de septembre à janvier, le pourcentage des crevettes qui se trouvent à ce stade se relève un peu et varie de 10 à 20 %. Le fléchissement dans la durée du stade C en novembre pourrait s'expliquer par une accélération de la mue à cette époque.

Dans cette étude de la fréquence annuelle des stades, un phénomène se signale par son intérêt : c'est l'existence de mues massives périodiques (il sera d'ailleurs intéressant de vérifier expérimentalement l'influence hormonale pour ces périodes). La première de ces mues, retrouvée fidèlement sur trois années, se situe en fin novembre : le pourcentage du stade D passe alors brusquement à 75 ou 80 % en quelques jours. Ceci apparaît clairement dans le tableau 67.

Cette mue massive peut d'ailleurs se reproduire fin décembre ou début janvier (voir le tableau précédent). Ce phénomène pourrait correspondre à une mue de reproduction : il est à rapprocher du fait que c'est également vers cette époque que se produit la ponte au Maroc. Or on sait qu'une mue la précède chez les femelles. Pourtant il semble bien que les mâles subissent, ici aussi, une accélération du même genre : leur nombre se trouvait dans les lots examinés bien plus important que celui des femelles.

Il semblerait qu'en mars aussi (tableaux 68 et 69) se produise une mue générale, à la fin de l'hiver, mais c'est un peu moins apparent. Cette mue existe d'ailleurs chez d'autres Malacostracés.

On voit d'après le tableau 69 que le pourcentage des stades C et D n'est pas identique pour les mâles et les femelles, il y a généralement un écart en hiver entre les deux sexes (SCHEER, 1959, a observé un phénomène analogue chez *Leander xiphias*). Les crevettes femelles présentent un retard à la mue sur les animaux mâles, mais ce retard est compensé par certaines mues irrégulières.

Tabl. 66. — Durée relative des étapes C et D au cours de l'année (en fonction du pourcentage des animaux à ces stades dans les récoltes).

| Mois | 0° moyen. | C % | D % | Durée C + D jours | Durée C jours | Durée D jours |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Septembre | 25° | 32,8 | 48,8 | 15 | 6 | 9 |
| Octobre | 18° | 34,2 | 56,2 | 23 | 8,7 | 14,3 |
| Novembre | 16°5 | 30 | 65 | 25 | 7,9 | 17,1 |
| Décembre | 14°5 | 26,1 | 60,6 | 27 | 8,1 | 18,9 |
| Janvier | 14° | 36,7 | 52,2 | 35 | 14,4 | 20,6 |
| Février | 14° | 39,6 | 53,4 | 35 | 14,9 | 20,1 |
| Mars | 16° | 38,6 | 58,1 | 26 | 10,4 | 15,6 |
| Avril | 17° | 48 | 49 | 22 | 10,9 | 11,1 |
| Mai | 20° | 40,5 | 58,5 | 16 | 6,5 | 9,5 |
| Juin-Juillet | 25° | 42,8 | 56,1 | 15 | 6,5 | 8,5 |
| Août | 24° | 38,6 | 55,4 | 13 | 5,3 | 7,7 |

Tabl. 67. — Elévation du pourcentage du stade D au moment de la reproduction.

| Date | 0° | Nombre P.s. observées | Nombre femelles | B % | C % | D % |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 11/11/59 | 15° | 65 | | 7,6 | 27,6 | 64,8 |
| 27/11/59 | 16° | 63 | | 0 | 19 | 79,1 |
| 3/12/59 | 13° | 67 | | 29,8 | 28 | 41,7 |
| 22/11/60 | 18° | 86 | | 2,3 | 33 | 64,8 |
| 27/11/60 | 16° | 178 | | 2,2 | 22,4 | 75,5 |
| 8/11/63 | 19° | 181 | | 7,6 | 28,7 | 63,8 |
| 14/11/63 | 18° | 164 | | 7,9 | 41,4 | 50,1 |
| 19/11/63 | 16° | 120 | | 3,3 | 40 | 56,5 |
| 25/11/63 | 17° | 124 | | 4 | 45,9 | 49,8 |
| 30/11/63 | 16°5 | 112 | 16 | 2,6 | 15,1 | 82 |
| 11/12/63 | 15° | 62 | 12 | 4,8 | 30,6 | 64,4 |
| 5/1/64 | 14° | 65 | 10 | 4,6 | 15,3 | 79,8 |
| 10/1/64 | 14° | 81 | 14 | 29,6 | 39,5 | 30,7 |

Tabl. 68. — Exemple de pourcentage des stades C et D au mois de mars.

| Date | 0° | Nombre de P.s. observées | B % | C % | D % |
|---|---|---|---|---|---|
| 5/3/59 | 16° | 66 | 4,5 | 56 | 38,2 |
| 14/3/59 | 16°5 | 74 | 2,7 | 22,9 | 74,1 |
| 16/3/59 | 16°5 | 47 | 0 | 31,9 | 68,4 |

Tabl. 69. — Exemple d'écart entre les pourcentages des crevettes mâles et femelles aux stades C et D, montrant le retard des femelles.

| Date | 0° | Nb. P.s. observ. | Nb. Fem. | B % tot. | C % tot. | D % tot. | D % Fem. | D % Mâles |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 25/2/64 | 15° | 83 | 53 | 2,4 | 43,4 | 54 | 52,7 | 56,6 |
| 5/3/64 | 16° | 141 | 48 | 3,5 | 53,1 | 43 | 39,5 | 45,1 |
| 9/3/64 | 16° | 135 | 53 | 1,4 | 31,8 | 66,3 | 62,2 | 69,2 |
| 11/3/64 | 16° | 172 | 53 | 5,2 | 39,5 | 55 | 60 | 52,9 |
| 20/3/64 | 16°5 | 120 | 48 | 0,8 | 36,6 | 62,3 | 58,3 | 65,2 |
| 26/3/64 | 16°5 | 155 | 65 | 3,8 | 37,4 | 58,3 | 53,8 | 62,2 |

Une dernière mue massive a lieu en fin août. Je pense qu'elle pourrait être provoquée par la température moyenne excessive, car elle est moins évidente lorsque celle-ci est plus basse (tabl. 70).

#### 4. Action de la lumière

L'action de la lumière sur l'incidence de la mue est encore mal connue. Quelques auteurs cependant ont essayé de la définir. On sait que chez *Gecarcinus*, l'illumination constante peut empêcher la mue pendant plusieurs mois (Bliss, 1954). Mais l'obscurité constante peut, elle aussi, produire le même résultat (Stephens, 1955, sur *Orconectes*). Cependant la fréquence des mues est accrue par des périodes d'illumination quotidienne supérieures à celles qui seraient normales. A la suite de cette constatation, Stephens a même supposé que la mue normale de printemps pourrait être induite après l'hibernation par une

Tabl. 70. — Exemple de l'influence de la température sur la mue massive du mois d'août.

| Date | 0° | Nombre de P.s. observées | B % | C % | D % |
|---|---|---|---|---|---|
| 9/8/59 | 25°5 | 71 | 1,4 | 40,6 | 57,8 |
| 11/8/59 | 25°5 | 74 | 0 | 28,6 | 67,6 |
| 14/8/59 | 25° | 40 | 2,5 | 60 | 37,5 |
| 30/8/59 | 29° | 49 | 2 | 26 | 72 |
| 2/9/59 | 26° | 94 | 12,1 | 38,1 | 48,5 |
| 13/8/64 | 20° | 70 | 7,1 | 34,2 | 58,5 |
| 15/8/64 | 20° | 29 | 17,2 | 44,7 | 37,8 |
| 17/8/64 | 22° | 44 | 4,5 | 52,2 | 42,9 |
| 25/8/64 | 24° | 68 | 6,4 | 24,3 | 69 |
| 8/9/64 | 24° | 53 | 1,9 | 37,7 | 60,5 |

excitation lumineuse de cet ordre. Chez les Natantia, l'obscurité ou la lumière constante allongent l'une comme l'autre la durée de l'intermue (DRACH, 1947). L'ablation des P.O. toutefois abolit ce blocage. Mais l'inhibition causée par la lumière continue est plus forte que celle produite par l'obscurité permanente : la prolongation de l'intermue est dans le premier cas de 30 % et dans le second, de 22 %.

Le maintien des crevettes sur un fond éclairé ne paraît pas avoir la même influence sur la vitesse de mue, selon que la couleur du fond est noire ou blanche. Dans quatre expériences, à des époques et à des températures différentes, mais utilisant des animaux à peu près semblables (nombre, taille, stade, sexe), j'ai noté une vitesse de mue un peu plus grande sur le fond noir éclairé, mais la différence est peu sensible ; le gain est de 1, 2 ou 3 jours pour une durée moyenne respectivement de 21, 22, 27 jours d'intermue dans les séries placées parallèlement sur un fond blanc éclairé.

Ces résultats ne sont pas en eux-mêmes très significatifs et mériteraient d'être confirmés, mais je ne pense pas qu'il s'agisse d'une simple coïncidence : il y aurait peut-être là l'indice d'une synthèse et d'une libération moins active de l'hormone inhibitrice de mue plutôt que l'indication d'une action directe de la lumière sur les processus de mue. En reprenant l'hypothèse de STEPHENS, il se pourrait alors que le rythme annuel de sécrétion hormonale, qui persiste à une température constante, soit dû aux variations annuelles de l'éclairage, provoquant des différences dans les taux de synthèse et d'utilisation.

### 5. Action de la sous-alimentation

Il est bien connu que le jeûne retarde la mue (NOUVEL, 1937 ; ROBERTS, 1957). Pourtant *Crangon armillatus* fait exception (PLANKEMAN, 1935). Tout au début de mes expériences, j'avais constaté que la deuxième mue, dans les conditions d'élevage adoptées, était anormalement tardive et se faisait difficilement, entraînant une forte mortalité parmi les animaux.

En examinant le déroulement des stades, chez plusieurs dizaines de sujets, j'ai relevé pendant le second cycle expérimental des anomalies constantes par rapport au schéma habituel suivi par ces mêmes animaux au cours du cycle d'intermue précédent.

FIG. 71 — Stade $D'_1$ anormal chez des crevettes sous-alimentées.

La première mue est suivie de stades A et B d'apparence régulière, mais le stade C est fortement troublé : l'ajutage conique, caractéristique de cette étape, est totalement absent ou à peine esquissé. Des dépôts épais, jaunes ou marron clair, que je crois de la chitine, obturent les soies à leur partie inférieure et constituent des plages irrégulières sous la cuticule entre les soies. Souvent aussi, il s'y mêle des inclusions de pigment rouge. Le décollement de l'épiderme apparaît mal et les nouvelles soies se forment selon les modalités décrites pour les étapes $D'_1$, $D''_1$, $D'''_1$, mais à un niveau plus bas : elles se trouvent presque entièrement sous les anciennes soies, leurs pointes s'engageant à peine dans la base de celles-ci. Malgré ces quelques différences, leur formation est tout à fait normale. La calcification, par contre, est, elle aussi, troublée : elle paraît désordonnée, le tégument a un aspect boursouflé, translucide, cassant (fig. 71 et 72).

L'examen des conditions d'élevage m'a prouvé que ces irrégularités provenaient esssentiellement d'une alimentation trop restreinte : les crevettes nourries alors tous les cinq jours seulement souffraient de carence alimentaire. Ayant augmenté le rythme alimentaire (3 fois/sem.), j'ai pu retrouver dans les autres expériences un stade C bien défini et observer un très net raccourcissement de l'intermue. Le tégument également a repris une consistance et un aspect normaux. En même temps, la difficulté d'exuviation disparaissait presque complètement.

Il est intéressant de constater que la formation des soies n'est pas troublée : elle est plus étalée dans le temps, mais la séquence des étapes est nette, inchangée et les détails des nouvelles soies sont parfaitement constitués. La carence alimentaire affecte d'une manière visible le métabolisme pendant l'intermue, mais n'a qu'un effet secondaire ou nul sur celui-ci pendant la prémue. Cela souligne l'aspect double du métabolisme, avec une période de synthèse, d'accumulation de réserves, suivie d'une période de transformation et d'utilisation. La première seule serait profondément affectée par la pauvreté et l'espacement de l'apport alimentaire.

FIG. 72 — Anomalies des stades $D''_1$ et $D'''_1$ chez des crevettes sous-alimentées.

## PARTIE EXPERIMENTALE : ABLATIONS

Les ablations de l'organe X, de la glande du sinus ou des pédoncules oculaires ont toutes été pratiquées sur des crevettes mâles, d'une taille choisie entre 60 et 70 mm. Des séries d'ablations ont été opérées au stade C dans différentes conditions expérimentales : de température, de saison, de couleur du fond. L'effet de ces ablations a aussi été recherché aux stades $D°$, $D'_1$, $D'''_1$.

### A. Ablations de l'organe X

#### I. Raccourcissement de l'intermue - Viabilité des opérés

Après l'ablation de la *pars distalis* de l'organe X, la durée de l'intermue est abrégée : tous les animaux choisis au stade C ou au début du stade D ont mué dans un temps moyen plus court que les témoins placés dans les mêmes conditions expérimentales. Ainsi, l'organe X exerce chez les Natantia une action inhibitrice sur la mue, comparable à celle rencontrée chez les Brachyoures (Passano, 1953). Cette conséquence des opérations d'ablations est opposée aux résultats exposés par Carlisle (1953), Carlisle et Dohrn (1953), obtenus par injections d'extraits de P.O. chez *Lysmata*. Ces auteurs avaient conclu à la présence dans l'organe X d'une substance accélératrice. L'effet de l'ablation est très net sur le premier et le deuxième cycles expérimentaux, mais devient moins sensible ensuite.

7 crevettes, opérées au stade $D'_1$, d'une moyenne de taille égale à 62 mm et 11 témoins de même stade, de taille voisine (moyenne : 65 mm) ont été maintenus en élevage sur un fond blanc éclairé, à la température normale de l'eau (de 14 à 16°) pendant trois mois et demi, c'est-à-dire du début du mois de décembre à la mi-mars. Les mues ont été relevées pendant cet intervalle de temps et la longueur moyenne d'intermue a été calculée dans les deux séries. Dans le tableau 73 figurent aussi les durées d'intermues les moins longues et les plus longues trouvées dans les deux séries.

D'autre part 6 témoins et 6 opérés au stade $D'''_1$ (d'une moyenne de taille de 66 mm) ont été observés pendant la même période (tabl. 74).

Après la troisième mue, la mortalité a été totale chez les témoins. Les opérés ont mieux résisté à

Tabl. 73. — Durée de 3 cycles d'intermue chez des crevettes opérées au stade D'$_1$ et chez leurs témoins.

| Catégories | 1re mue (jours) Moyen. | Minim. | Maxim | 2e mue (jours) Moyen. | Minim. | Maxim | 3e mue (jours) Moyen. | Minim. | Maxim | Total (jours) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Opérés | 15,1 | 12 | 24 | 35,2 | 27 | 46 | 35,6 | 24 | 47 | 85,9 |
| Témoins | 20,4 | 14 | 27 | 43,3 | 33 | 53 | 37,3 | 28 | 47 | 101,0 |
| Différence | 5,3 | 2 | 3 | 8,1 | 6 | 7 | 1,7 | 4 | 0 | 15,1 |

Tabl. 74. — Durée de 3 cycles d'intermue chez des crevettes opérées au stade D'''$_1$ et chez leurs témoins.

| Catégories | 1re mue (jours) Moyen. | Minim. | Maxim | 2e mue (jours) Moyen. | Minim. | Maxim | 3e mue (jours) Moyen. | Minim. | Maxim | Total (jours) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Opérés | 5,5 | 4 | 8 | 25 | 21 | 31 | 36,7 | 24 | 44 | 67,2 |
| Témoins | 5,5 | 5 | 7 | 31 | 29 | 33 | 39,5 | 37 | 44 | 76 |
| Différence | 0 | 1 | +1 | 6 | 8 | 2 | 2,8 | 13 | 0 | 8,8 |

cet élevage prolongé. Si, dans la première série une seule crevette opérée a survécu et mué une quatrième fois (après 22 jours), dans la seconde série trois opérés ont encore mué dans un délai moyen de 36 jours. J'ai fréquemment observé que les crevettes privées d'organes X survivaient mieux que les témoins lorsque les conditions d'élevage devenaient moins bonnes (alimentation espacée, défaut d'aération de l'eau, élevage prolongé). En revanche, elles sont plus sensibles à l'élévation de température et plus fragiles au moment de l'exuviation. Si l'ablation de l'organe X n'a pas, sur les crevettes opérées, l'effet létal de l'ablation totale des P.O. (Brown, 1938 ; Abramowitz, R. et K, 1939, 1940 ; Drach, 1944), effet que j'ai aussi constaté pour cette catégorie d'animaux, la majorité des opérés meurt pourtant au moment d'une mue. La mort peut précéder la mue : dans ce cas, généralement l'examen dénonce un stade D'''$_1$ très avancé, et plus souvent un stade D 2. Rien ne laisse prévoir la mort à l'exuviation. Presque toujours les mues ont eu lieu la nuit et dans de nombreux cas j'ai retrouvé le matin des crevettes bien portantes la veille, mortes ou mourantes, emprisonnées dans la partie céphalothoracique de leur carapace, les péréiopodes encore engagés dans leur étui (il est d'ailleurs très mal aisé de les en dégager, en raison de leur fragilité). Dans d'autres cas, la mort suit la mue, dans les 24 ou 48 h : la crevette demeure immobile sur le ventre, les pinces étendues ; seules les branchies battent, mais par intermittence un soubresaut ploie le corps. Les tissus deviennent blanchâtres, opaques. Les chromatophores se concentrent et le pigment rouge prend un aspect granuleux, fragmenté. Peu à peu il apparaît du pigment bleu.

Donc, si en résumé les crevettes opérées sont très résistantes, plus peut-être que les animaux indemnes dans des conditions défavorables ou en élevage prolongé, les mues sont plus fréquemment mortelles pour ces mêmes crevettes que pour les témoins.

### 2. Variabilité annuelle de la longueur de l'intermue et action de la température

Cependant la durée du cycle des animaux opérés n'a pas une valeur fixe : elle varie en fonction des mêmes facteurs que celle des témoins. Ainsi l'accélération de la mue après l'opération dépend de la température et de l'époque à laquelle l'ablation a été pratiquée. Comme chez les animaux normaux, la durée du cycle est plus longue en hiver et plus courte en été.

La figure 75 indique les temps moyens nécessaires à des animaux opérés au stade C et à leurs témoins pour parvenir à leur première mue. Ces expériences ont été faites tout au long d'une année dans des conditions voisines. La variation de la température moyenne de l'eau est portée également pour chaque expérience sur ce graphique. Les données expérimentales sont d'ailleurs rassemblées et précisées dans les tableaux 93 et 94.

L'écart est très grand entre les « temps » des opérés et des témoins au début de l'année et il devient maximum en juin. Il est très faible en août et en novembre. Si l'on considère, pour chaque expérience, le rapport de cette différence à la durée moyenne de cette portion du cycle chez les témoins, soit le pourcentage du raccourcissement après l'ablation, on voit que l'opération n'a pas un effet proportionnel

à la longueur de cette partie de l'intermue des témoins.

La durée des étapes C (depuis l'opération) et D est abrégée comme l'indique le tableau 76.

La glande n'a donc pas un fonctionnement régulier et continu. Son activité annuelle subit des variations de rythme cyclique. En hiver, le freinage de la mue est moyen : les phénomènes préparatoires à la mue sont déjà ralentis par l'abaissement de la température. L'inhibition est moins active qu'au printemps ou en été où l'accroissement de la chaleur accélère la vitesse de mue. L'activité inhibitrice de l'organe X tend alors à modérer ce mouvement. Pourtant au mois d'août, à une température très élevée, le principe inhibiteur cesse d'agir. Ce défaut d'influence de l'organe X peut être dû soit au blocage du mécanisme d'inhibition par la hausse excessive de

Tabl. 76. — Raccourcissement de la durée d'intermue chez des animaux opérés au stade C.

| Raccourcissement % | Epoque | 0° moyen. eau |
|---|---|---|
| 7,7 | déc.-janvier | 13° |
| 10,7 | janv.-février | 14° |
| 9,3 | mars-avril | 17° |
| 21,1 | mai | 21°6 |
| 27,8 | juin | 24°3 |
| 21,2 | juillet | 25°5 |
| 5,2 | août | 26°4 |
| 13,8 | septembre | 25°4 |
| 7,2 | oct.-novembre | 17° |
| 4,4 | nov.-décembre | 15°3 |

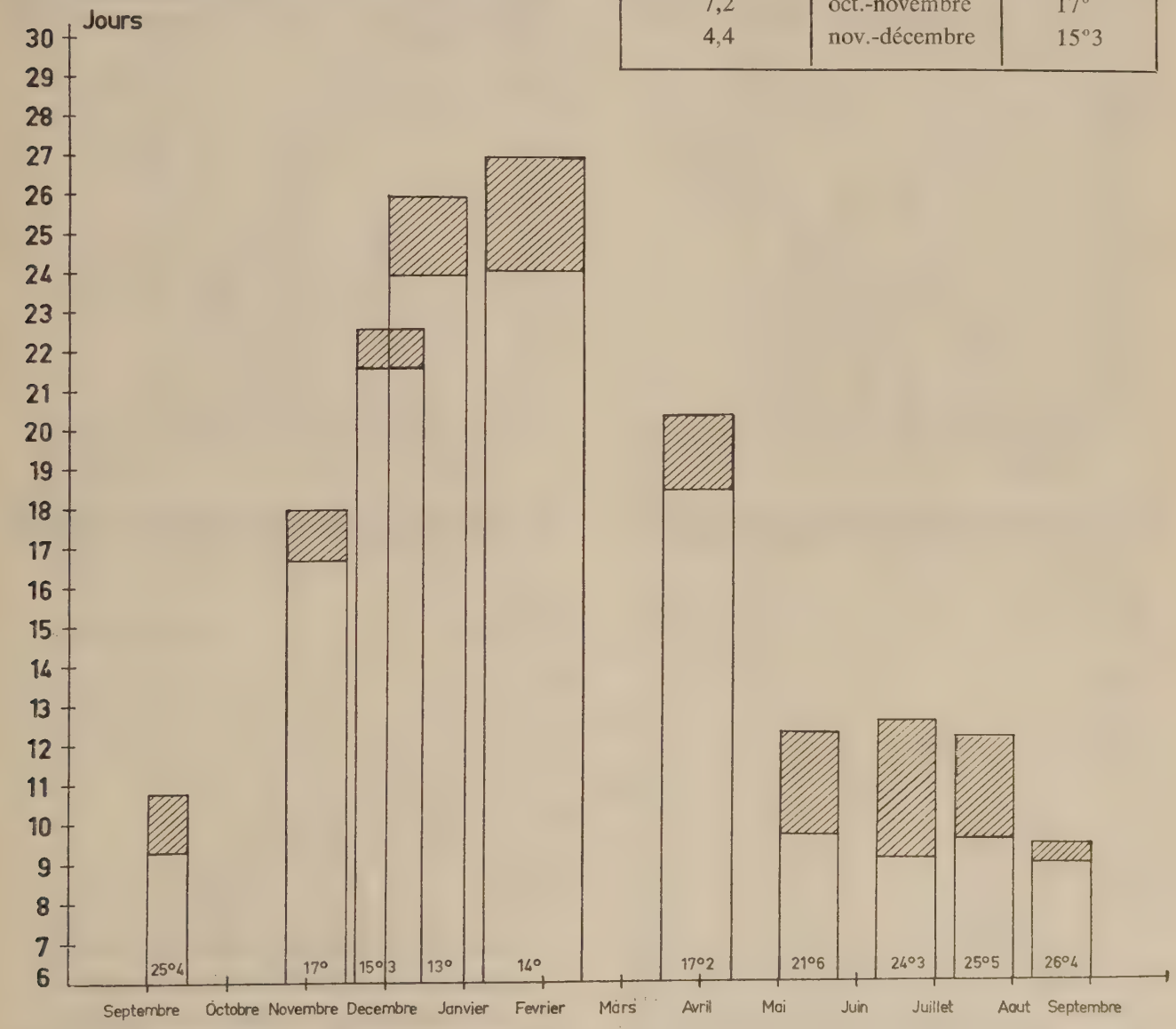



FIG. 75 — Temps nécessaire à des crevettes sans organes X opérées au stade C et à leurs témoins pour parvenir à la mue, à différents moments de l'année et à une température variable.

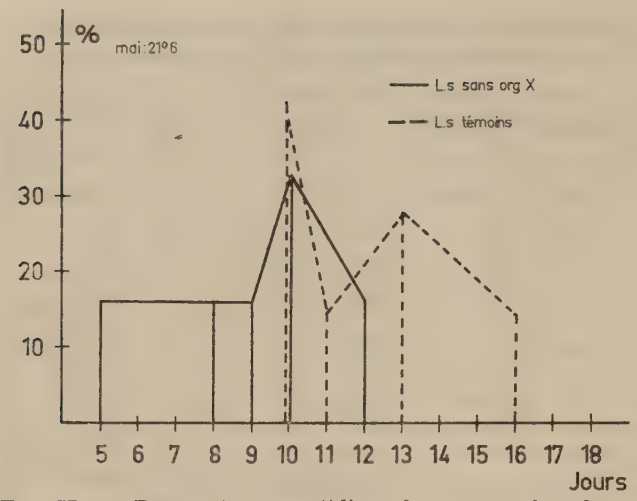



FIG. 77 — Pourcentage quotidien des mues chez les témoins et les crevettes sans organes X, opérées au stade C, au mois de mai.

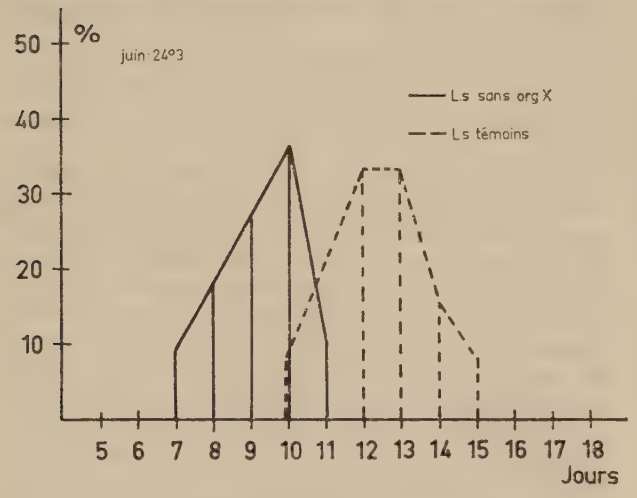



FIG. 78 — Pourcentage quotidien des mues chez les témoins et les crevettes sans organes X, opérées au stade C, au mois de juin.

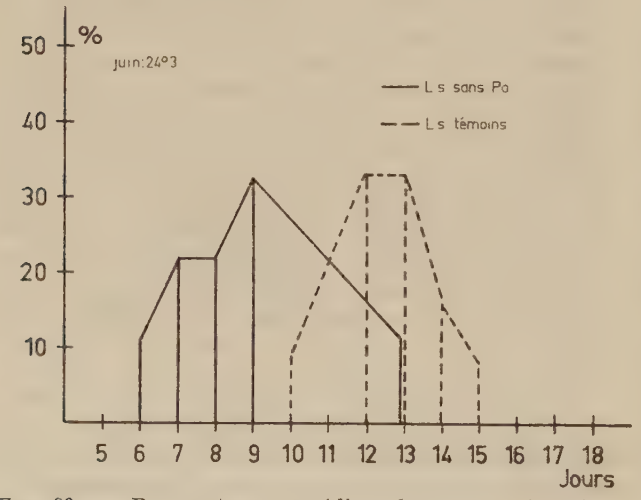



FIG. 80 — Pourcentage quotidien des mues chez les témoins et les crevettes sans P.O., opérées au stade C, au mois de juin.

la température (PASSANO, 1960, envisage aussi cette possibilité), soit à une diminution normale dans le taux de sécrétion, soit à l'action exaltée d'un organe antagoniste comme l'organe Y.

Je constate qu'à partir de 21°, l'ablation de la glande ramène la durée de cette portion d'intermue (C partiel + D total) à une valeur minimale constante (9 jours). Il y aurait ainsi un seuil inférieur dans la durée de l'intermue qui ne peut être dépassé. Or, au mois d'août, à une température moyenne de 26°4, c'est le temps mis par les témoins pour parcourir cette même partie du cycle. L'inhibition réapparaît en automne, mais son pouvoir est une fois encore réduit au mois de novembre. Cette levée de l'inhibition doit être commandée par un mécanisme interne différent de celui qui agit au mois d'août. Elle coïncide avec le début de la période de reproduction de l'espèce et se produit au moment où la fréquence du stade D est la plus grande dans les récoltes annuelles.

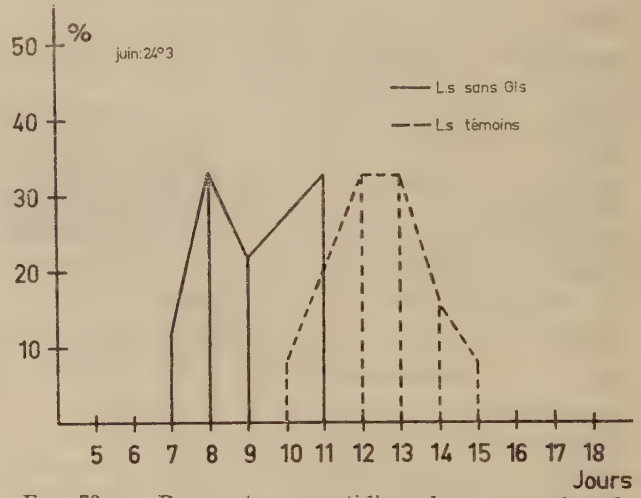



FIG. 79 — Pourcentage quotidien des mues chez les témoins et les crevettes sans glandes du sinus, opérées au stade C, au mois de juin.

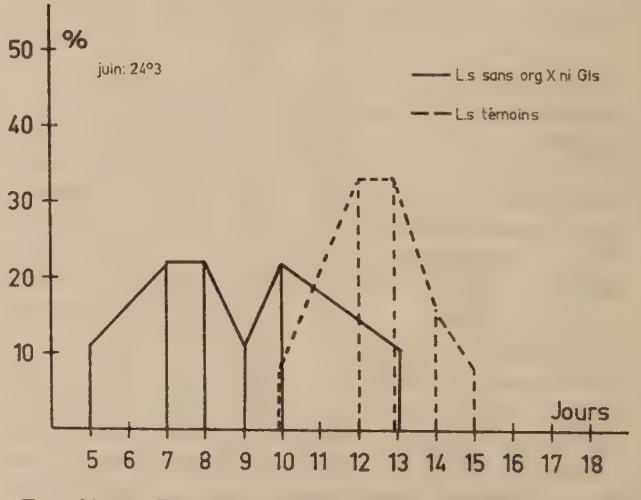



FIG. 81 — Pourcentage quotidien des mues chez les témoins et les crevettes sans organes X ni glandes du sinus, opérées au stade C, au mois de juin.

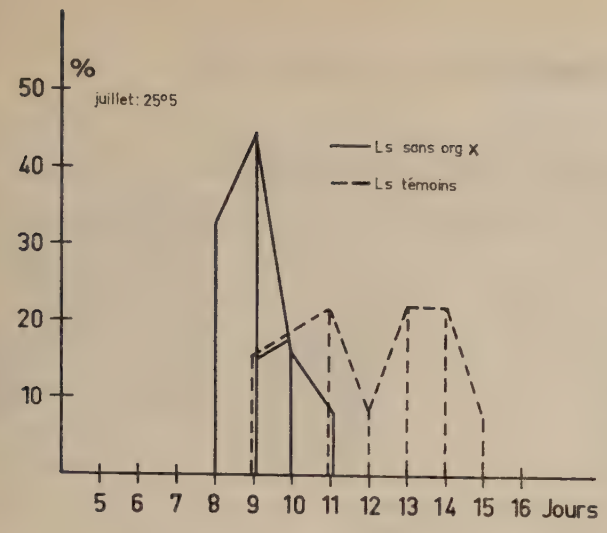



FIG. 82 — Pourcentage quotidien des mues chez les témoins et les crevettes sans organes X, opérées au stade C. au mois de juillet.

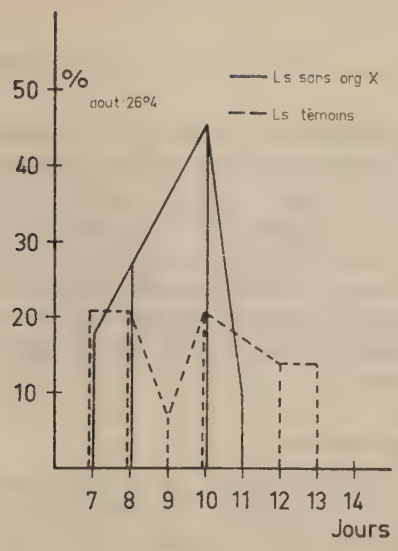



FIG. 83 — Pourcentage quotidien des mues chez les témoins et les crevettes sans organes X, opérées au stade C, au mois d'août.

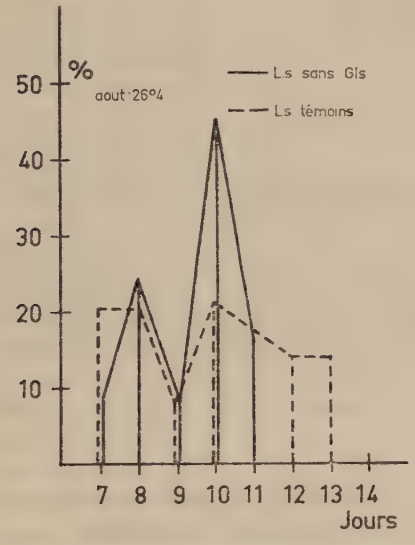



FIG. 84 — Pourcentage quotidien des mues chez les témoins et les crevettes sans glandes du sinus, opérées au stade C, au mois d'août.

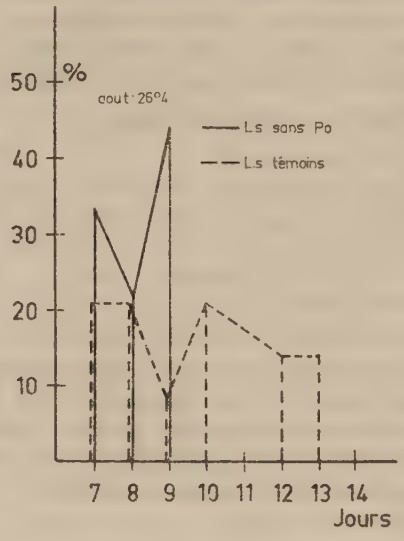



FIG. 85 — Pourcentage quotidien des mues chez les témoins et les crevettes sans P.O., opérées au stade C, au mois d'août.

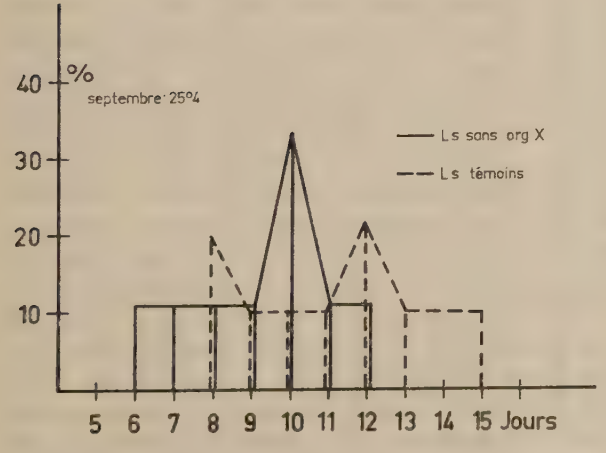



FIG. 86 — Pourcentage quotidien des mues chez les témoins et les crevettes sans organes X, opérées au stade C, au mois de septembre.

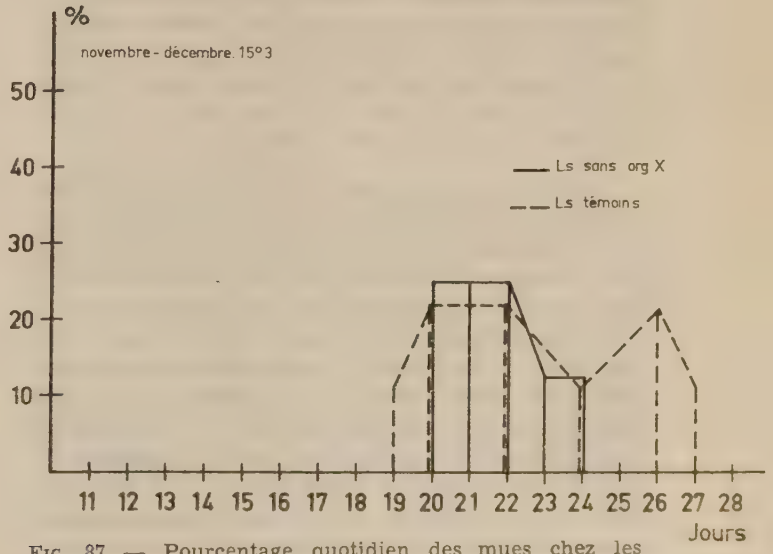



FIG. 87 — Pourcentage quotidien des mues chez les témoins et les crevettes sans organes X, opérées au stade C, au mois de novembre.

Les variations de l'activité de la glande apparaissent aussi lorsque l'on relève les pourcentages quotidiens de mues chez les opérés et chez les témoins : les polygones de fréquence sont distincts jusqu'au mois d'août, époque à laquelle ils chevauchent ; ils se disjoignent ensuite incomplètement et se confondent en novembre-décembre. Des exemples de ce mouvement sont donnés par les figures 77, 78, 82, 83, 86 et 87.

### 3. Rythme interne

A une température stable, l'accélération des cycles n'est pas constante au cours de l'année chez les animaux privés de l'organe X. La durée de leur intermue reste variable (fig. 88) et le rythme de sécrétion dans la glande apparaît avec un certain décalage dans les valeurs et dans le temps, ce qui est assez normal. Les crevettes opérées au stade C présentent, par rapport aux témoins, une réduction du temps qui les sépare encore de la mue de :

17,3 % en septembre-octobre
5,5 % en novembre
19,0 % en décembre
23,3 % en février
15,1 % en mars
8,1 % en avril,

à une température constante de 17°5.

Si l'on compare pour des époques voisines les différences entre ces durée obtenues à une température fixe et à la température normale, d'une part chez les témoins, d'autre part chez les opérés, l'écart est plus grand pour les opérés, sauf en novembre où il est identique (tabl. 89).

Les crevettes opérées deviennent donc plus sensibles à l'abaissement ou à la hausse de température. L'organe X aurait-il un rôle dans le maintien de l'équilibre physiologique dans les variations thermiques du milieu ? Cette hypothèse paraît confirmée par d'autres observations : je dois ainsi signaler l'effet létal de la hausse de température sur les opérés.

Si la perte de l'organe X ne produit pas un raccourcissement uniforme de la longueur de l'intermue, elle ne ramène pas non plus cette durée à une valeur fixe. D'autres facteurs d'une variabilité saisonnière interviennent certainement dans la détermination de cette durée. Parmi eux, je pense que l'intensité et la longueur de la période quotidienne d'illumination pourraient avoir une influence importante. L'action d'autres glandes aussi n'est probablement pas d'une égale puissance sur la mue aux différentes saisons. Ce cas sera étudié, pour la glande du sinus, par exemple, mais il serait fort intéressant de savoir comment fonctionne l'organe Y au cours de l'année.

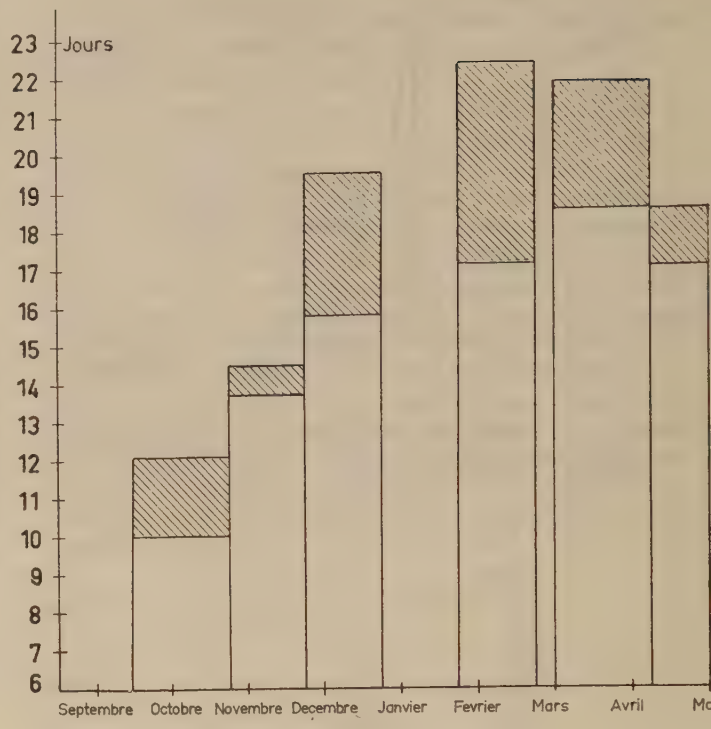



FIG. 88 — Durée requise par des crevettes sans organes X opérées au stade C et par leurs témoins pour atteindre la mue, à différentes époques de l'année et à température constante (17°5).

Tabl. 89. — Influence de la température sur la durée du cycle des opérés.

| Epoque | | Opérés | Témoins | 0° |
|---|---|---|---|---|
| janv.-février | Durée C-mue (jours) | 24,1<br>17,1 | 27<br>22,3 | 14°<br>17°5 |
| | Ecart | 7,0 | 4,7 | |
| décembre | Durée C-mue (jours) | 21,6<br>15,8 | 22,6<br>19,5 | 15°3<br>17°5 |
| | Ecart | 5,8 | 3,1 | |
| novembre | Durée C-mue (jours) | 16,7<br>13,7 | 18,<br>14,5 | 16°<br>17°5 |
| | Ecart | 3,0 | 3,5 | |

Tabl. 90. — Raccourcissement produit par l'opération sur des crevettes en C et $D'_1$ à 3 périodes de l'année.

| Epoque | 0° | Vitesse de mue (jours) Témoins en C | Opérés en C | Raccourc.% | Témoins en $D'_1$ | Opérés en $D'_1$ | Raccourc.% |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Nov.-Déc. | 15°3 | 22,6 | 21,6 | 4,4 | 16,8 | 15,2 | 9,5 |
| Janvier | 14° | 27 | 24 | 10,7 | 22,6 | 19 | 15,9 |
| Juillet | 24°3 | 12,6 | 9,1 | 27,7 | 8,2 | 7,1 | 13,4 |

**4. Action de la lumière et influence de la sous-alimentation**

Une seule expérience sur fond noir éclairé confirmerait ce qui a déjà été trouvé pour les crevettes normales : il semble (car l'écart n'est pas très significatif) que la vitesse de mue soit plus rapide sur ce fond que sur le fond blanc éclairé.

L'alimentation joue un rôle déterminant dans la durée du cycle. Lorsque la nourriture est restreinte ou supprimée, l'effet de l'ablation de l'organe X ne se manifeste plus au cours du second cycle expérimental : la mue a lieu avec un retard évident et se produit approximativement au bout du même nombre de jours chez les *P. serratus* indemnes et chez celles qui ont été opérées. Les mêmes anomalies dans la morphogénèse du stade C et dans la calcification s'observent. Passano (1953) avait aussi remarqué que des ablations de la glande du sinus chez les crabes à jeun n'induisaient pas la mue. Dans leurs expériences combinées de jeûne et d'ablation de la glande du sinus sur des crabes (*Hemigrapsus nudus*), Neiland et Scheer (1953) ont montré que les taux de protéines et de lipides étaient diminués après ce double traitement. Cependant ni le glycogène, ni la chitine ne se trouvaient affectés. Ces auteurs ont suggéré une double action du principe hormonal pédonculaire sur le métabolisme général : il restreindrait les phénomènes cataboliques mais freinerait aussi certains processus préparatoires à la mue. Ici l'effet accélérateur de l'ablation est masqué par un effet inhibiteur transitoire produit par la baisse du taux des réserves nutritives. Les troubles de la calcification peuvent se comprendre à la lumière d'une autre hypothèse formulée par D. Travis (1955). Cet auteur suppose que les acides gras sont utilisés pour la formation du nouveau tégument et le transport du calcium. Si teneur en lipides et calcification sont effectivement liés, il devient normal de relever dans des conditions de carence alimentaire des troubles dans la calcification du nouveau tégument.

**5. Activité de la glande aux différents stades**

L'opération produit un effet accélérateur sur la durée du cycle qui sépare un animal opéré en C de sa mue, c'est-à-dire sur la fin du stade C et la totalité du stade D. Des opérations ont été faites aux stades $D^o$, $D_1$, $D'''_1$, pour vérifier l'activité éventuelle de la glande à ces stades.

Je n'ai pas enregistré d'accélération sur la mue post-opératoire dans aucune des quatre expériences faites au stade $D'''_1$. Par contre, le second cycle est raccourci. L'action de l'organe X s'exerce à un stade antérieur à $D'''_1$ : la mue est très nettement avancée lorsque l'opération est faite au stade $D^o$ ou au stade $D'_1$. Le pourcentage de l'avance peut d'ailleurs être supérieur à celui portant sur une durée plus longue, (c'est-à-dire lorsque l'extirpation a été pratiquée en C), aux mêmes périodes. Dans un seul cas au stade $D'_1$, il n'est pas apparu de différence entre les témoins et les opérés.

L'activité de l'organe X s'exerce dès la fin du stade C, elle dure aux stades $D^o$ et $D'_1$. Si l'intermue est court (juillet, par exemple) son influence s'exerce puissamment déjà à partir du stade C, si l'intermue est long, (janvier), elle se manifeste surtout au stade $D^o$ ou $D'_1$ (tabl. 90).

**6. Action de l'ablation de l'organe X sur les femelles incubantes**

Il s'agit ici d'une expérience préliminaire en quelque sorte, mais qui présente cependant un intérêt dans le cadre d'une étude sur la mue.

On sait que les œufs sont pondus tout de suite après une mue et s'attachent par une sorte de mucilage aux pléopodes. Ils sont alors incubés durant une très longue période pouvant aller jusqu'à deux mois. Pendant toute cette période, la femelle ne mue plus et semble bloquée à un stade, généralement C ou $D'_1$, mais il est vraisemblable que son évolution dans le cycle est si lente qu'elle se fait d'une manière imperceptible. Une pigmentation blanche borde les

pleures. La femelle est peu active. Puis les jeunes naissent et la mue de la mère a lieu dans les dix jours après cette éclosion.

Durant la période d'incubation, les crevettes sont très sensibles à l'appauvrissement de l'eau en oxygène, à l'élévation de température. Leurs chromatophores sont étalés à un indice intermédiaire et leur teinte est souvent mélangée de bleu. Elles montrent une certaine inertie dans les bacs d'élevage.

L'expérience, commencée le 22 janvier 1961, comprenait au départ deux lots de 12 crevettes chacun. Dans le premier, toutes les crevettes incubantes furent opérées bilatéralement. Je n'ai obtenu de résultats que sur 7 individus dans chaque groupe, la mortalité ayant été égale au cours de l'expérience. Celle-ci prit fin le 11 mars. Pendant toute cette durée, les crevettes furent minutieusement suivies.

— 4 opérées ont pris très rapidement la couleur brun-rouge, caractéristique de l'ablation de l'organe X, 3 sont restées constamment dans une couleur intermédiaire nuancée de bleu. Les 7 témoins sont restés plus clairs du commencement à la fin de l'expérience.

— Un mois après l'opération, 4 sur 7 des opérées avaient perdu leurs œufs, les 3 autres portaient des œufs grisâtres, opaques, visiblement morts et qui se détachaient à l'ongle. Sur les 10 témoins qui étaient encore vivantes à cette date, 7 sur 10 avaient des œufs normalement développés, translucides, verdâtres ou jaunâtres, 2 sur 10 avaient des œufs morts, 1 crevette avait déjà donné naissance à des jeunes.

— A la même date, l'examen des stades indiquait une très nette évolution chez les opérées. Sélectionnées toutes au stade C, 2 sur 7 des crevettes sans organes X se trouvaient en $D'_1$, 5 sur 7 en $D'''_1$. Chez les témoins, l'évolution avait été plus longue : 1 crevette était encore en C, 1 en D°, 5 sur 10 en $D'_1$, 1 en $D''_1$, et 2 en $D'''_1$.

— Finalement, les 7 crevettes opérées survivantes muèrent au bout de 39 jours en moyenne, certaines rejetant des exuvies où les œufs étaient encore attachés. Les 7 témoins, vivantes le 11 mars, mirent en moyenne 46,5 jours pour muer.

Tabl. 91. — Effet de l'ablation de l'organe X sur des femelles incubantes.

| Vitesse de mue (jours) | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Opérés | | | Témoins | | |
| Durée minim. | Durée maxim. | Durée moyen. | Durée minim. | Durée maxim. | Durée moyen. |
| 32 | 46 | 39 | 35 | 55 | 46,5 |

— D'autre part, tous les témoins avaient conservé leurs pleures blancs ; ce n'était pas le cas des opérées : 3 avaient en effet des pleures recolorés, 2 avaient encore des pleures blancs et chez les deux dernières, ces taches blanches très effacées, bien qu'encore visibles, étaient en voie de disparition.

L'opération a eu une efficacité certaine : en favorisant la reprise de la progression dans le cycle d'intermue, elle a abrégé la durée d'incubation (tabl. 91). C'est une conséquence indirecte du rôle inhibiteur de l'organe X sur la mue. VERNET-CORNUBERT (1962) a constaté aussi que des femelles ovigères épédonculées de *Pachygrapsus marmoratus* muaient avec leurs œufs et interrompaient l'incubation. Il est cependant difficile d'expliquer la dégénérescence précoce des œufs, avant même que la mère ait mué.

### B. ABLATIONS DE LA GLANDE DU SINUS

Les résultats que j'ai obtenus après l'ablation de cette glande ne concordent pas exactement avec ceux de PASSANO (1953), mais ils confirment les observations de BROWN (1942) et de SCUDAMORE (1942-1947).

PASSANO avait trouvé que l'ablation de cette glande chez *Uca* ou *Callinectes* ne conduisait pas à des mues anticipées comme le faisait l'ablation de l'organe X ou celle du pédoncule oculaire entier. Il attribuait en conséquence l'effet retard produit par les implantations de glande du sinus, effet qu'avait trouvé SCUDAMORE sur des écrevisses, à un effet chimique non spécifique, plutôt qu'à une action hormonale.

Les crevettes (au nombre de 111) qui ont subi cette ablation ont été choisies, comme les témoins, d'une taille comprise entre 60 et 70 mm, de sexe mâle et à un stade donné. De cette façon, chaque expérience groupait ainsi une dizaine de crevettes sans organes X, autant d'individus sans glandes du sinus, une série de témoins et une autre d'animaux épédonculés. Sept expériences ont été faites sur des *P. serratus* au stade C, à diverses dates, à température variable, et sur un fond blanc éclairé. Six d'entre elles ont indiqué que l'extirpation de la glande du sinus était suivie d'une mue précoce. La durée séparant l'opération (ou début de l'expérience) de la mue s'est trouvée raccourcie par rapport au temps requis par les témoins pour arriver à l'exuviation de :

| | | |
|---|---|---|
| 22,5 % | en mars-avril | à 17°2 |
| 20,3 % | en mai | à 21°6 |
| 27,0 % | en juin | à 24°3 |
| 22,1 % | en juillet | à 25°5 |
| 2,1 % | en août | à 26°4 |
| 10,6 % | en octobre | à 16° |
| 15,9 % | en décembre | à 15°3 |

On voit que l'accélération de la mue après l'ablation de la glande du sinus est supérieure à celle produite par l'ablation de l'organe X, lorsque la température est inférieure à 21°. Au-dessus de cette température, les animaux muent avec la même vitesse (à peine plus faible pour les crevettes sans glandes du sinus). D'ailleurs, la durée minimale de 9 jours est atteinte par ces opérés à 21° et l'ablation ne l'abaisse plus par la suite. C'est déjà ce qui se passait pour les crevettes privées d'organes X : au mois d'août, témoins et opérés mettent tous ce temps « record » pour muer.

Les pourcentages quotidiens de mues (fig. 79 et 84, par exemple) montrent que la glande du sinus a un rythme de sécrétion comme l'organe X.

Aux stades D° ou $D'_1$, l'excision de la glande est encore suivie d'une accélération voisine de celle produite par l'ablation de l'organe X, mais au stade $D'''_1$, l'opération est trop tardive pour avoir un résultat.

Ces expériences prouvent le rôle de la glande du sinus dans la mue des Natantia. Au contraire, ce rôle n'est pas reconnu chez les Brachyoures. Elles confirment aussi son lien avec l'organe X dans ce contrôle hormonal et rouvrent la discussion en opposant les Brachyoures et les Natantia.

### C. Ablations doubles (glande du sinus - organe X) et ablations totales du P.O.

La mue a une avance très marquée après l'enlèvement des deux glandes du pédoncule oculaire, mais sa précocité est inférieure à celle produite par l'ablation totale du P.O. De toutes les opérations, c'est celle-ci qui est la plus efficace pour réduire la durée nécessaire à l'exuviation. Cela suppose qu'il y a dans le P.O. d'autres cellules neurosécrétrices ou d'autres voies, en dehors de l'organe X et de la glande du sinus, susceptibles de libérer un complément de substances hormonales.

L'ablation du P.O. accroît considérablement la vitesse de mue (fig. 80, 85 et tabl. 94), lorsque l'épédonculation est faite au stade C (le gain de temps est de 14 à 33 %). Drach l'estimait aussi de cet ordre (1944). Elle agit encore aux stades D° et $D'_1$ (l'écart varie alors entre 10 et 20 %) et possède encore un peu d'influence au stade $D'''_1$ (tabl. 95).

Comme pour tous les autres opérés, l'opération est plus efficace au printemps et en été, mais l'élévation de température au-dessus de 21° bloque cet effet (tabl. 94).

## DISCUSSION

La question du contrôle hormonal de la mue est devenue l'une des plus complexes de l'endocrinologie des Crustacés. Les résultats diffèrent non seulement selon que le matériel d'étude choisi se range parmi les crabes, les écrevisses ou les crevettes, mais ils diffèrent aussi avec les techniques expérimentales employées. Si chez les crabes, Passano a donné une conclusion nette à ses expériences d'ablations et d'implantations et localisé avec certitude l'existence du principe inhibiteur de la mue dans l'organe X (Mtgx), il n'a pas reconnu à la glande du sinus une grande efficacité. Pourtant Scudamore avait obtenu chez une écrevisse, par implantations de glande du sinus, un résultat opposé non moins convaincant. Enfin les expériences d'ablations pédonculaires et d'injections de Carlisle sur les crevettes ont jeté un doute sur tout le contrôle hormonal reconnu et admis pour le pédoncule oculaire.

Il m'est impossible après mes propres expériences d'ablations de la *pars distalis* de l'organe X (Spx, pour les auteurs de langue anglaise) d'accepter les conclusions de Carlisle, c'est-à-dire d'admettre l'existence d'une hormone accélératrice de la mue dans cet organe. Certes, l'hypothèse d'un déséquilibre naturel ou épisodique entre les deux principes accélérateur et inhibiteur du P.O., produisant soit une accélération, soit un retard de la mue, selon la population choisie et l'excès d'hormone, paraît séduisante, mais s'il existe bien une interférence entre les hormones qui déclenchent ou freinent la mue, c'est entre le complexe inhibiteur du P.O. et la glande de mue Y.

La présence d'un facteur inhibiteur de la mue dans cette portion de l'organe X ne fait aucun doute. L'un des critères caractérisant l'activité hormonale est parfaitement rempli, mais je n'ai pas encore vérifié si l'absence de cet organe pouvait être compensée par son implantation. Des essais en plein été n'ont pas réussi en raison de la température et d'une technique d'implantation insuffisamment au point : ils seront repris ultérieurement.

Si le freinage exercé par l'organe X est certain, la variabilité de son pouvoir actif doit être soulignée. L'efficacité de la glande varie avec les conditions du milieu (température, lumière, saisons) et avec l'état physiologique des animaux. Il paraît y avoir une double influence des conditions extérieures : l'une directe sur le métabolisme général, l'autre sur le mécanisme de contrôle. Ainsi l'abaissement de température allonge l'intermue, mais le taux de sécrétion de l'organe est également diminué. Inversement la hausse de température raccourcit l'intermue, mais accroît le taux de sécrétion dans la glande. L'activité de celle-ci se trouve donc plus forte au printemps et au début de l'été. Autrement dit, l'inhibition exercée par l'organe X tend à ralentir l'accélération naturelle produite par l'élévation de température. Cependant à une température critique élevée (ici, 26°), l'inhibition est suspendue, l'intermue a alors une durée minimale. L'activité de la glande est aussi plus

grande au printemps et au début de l'été qu'en automne, pour une même température ; je suppose que ce fait est dû à l'allongement de la période quotidienne d'illumination qui accroît la synthèse et la libération de l'hormone. La glande n'a, par contre, aucune efficacité au début de la période de reproduction, ce qui favorise une mue massive parmi les individus d'une taille comprise entre 50 et 70 mm ; ce phénomène affecte autant les mâles que les femelles. En revanche l'incubation des œufs pourrait être favorisée par le blocage du cycle par la sécrétion inhibitrice.

Une question importante se pose : à quel moment de l'intermue l'influence inhibitrice pédonculaire s'exerce-t-elle ? Le pourcentage du raccourcissement de l'intermue après l'ablation de l'organe X montre, chez les mâles, que lorsque le cycle est long (hiver), le freinage s'exerce essentiellement sur le début du stade D, c'est-à-dire aux stades $D^0$ et $D'_1$. Par contre, si l'intermue est court (été), le freinage a lieu en partie déjà au stade C. Il est possible que chez les femelles, en raison de la vitellogénèse, l'activité régulatrice sur la mue ne s'exerce pas exactement de la même manière (les femelles montrent en hiver, dans leur cycle, un retard net sur les mâles).

Il n'y a donc pas d'hormone accélératrice dans l'organe X, comme le supposait CARLISLE. Il basait cette hypothèse sur des expériences d'ablations chez *Palaemon* (1953) et d'injections chez *Lysmata* (1953). DRACH (1955) a donné une explication à l'allongement du cycle chez les femelles épédonculées en observant *Palaemon serratus*. Cette explication est valable très probablement pour toutes les crevettes. L'épédonculation déclenche en effet une accélération de la vitellogénèse entraînant obligatoirement l'allongement des intermues et cet effet surclasse l'influence de l'ablation des P.O. A cette raison fondamentale s'ajoutent aussi des causes secondaires pour expliquer l'opposition des résultats de DRACH (1944) et de CARLISLE (1953). Comme l'a déjà fait remarquer KLEINHOLZ (1957), les conditions expérimentales sont absolument différentes : alors que DRACH utilisait des animaux des deux sexes, mais d'une taille comprise entre 25 et 50 mm, d'une durée moyenne d'intermue courte (20 jours), choisis au stade C ou $D'_1$, élevés en eau courante et nourris tous les jours, CARLISLE opérait sans tenir compte des stades sur des femelles plus grandes (entre 55 et 70 mm), muant moins souvent (35 jours), maintenues dans des bacs en eau non courante et alimentées seulement deux fois par semaine, raison supplémentaire d'allongement du cycle. De plus la méthode utilisée par CARLISLE n'est pas claire : les résultats bruts obtenus dans la première partie de l'expérience ne montrent pas formellement un allongement de la première intermue chez les opérées (en attribuant aux trois animaux épédonculés qui n'ont pas mué au bout de ces 26 jours d'observation, la durée moyenne de l'intermue total relevée par CARLISLE pour cette catégorie d'animaux, soit 39,4 jours, la vitesse moyenne de la mue est sensiblement la même pour cette première mue, chez les témoins et les opérés).

Dans leurs expériences d'injections sur *Lysmata* CARLISLE et DOHRN (1953) ont trouvé que les extraits de P.O. les plus actifs pour induire la mue étaient ceux qui avaient été prélevés en juillet sur des femelles de *Lysmata* ou de *Palaemon*. Or ce sont aussi les deux extraits de pédoncule oculaire qui provoquent la plus forte mortalité : dans le premier cas, le taux de la mue est multiplié par 2,3 et celui de la mortalité par 3,2 ; dans le deuxième cas, les deux taux sont multipliés par 2. Cette coïncidence est peut-être un hasard, mais tous les autres extraits de P.O., s'ils ne modifient pas le taux de la mue, ne changent pas non plus celui de la mortalité. En principe les injections d'extraits pédonculaires n'entraînent pas une telle mortalité : il est probable que CARLISLE et DOHRN ont mesuré un « effet chimique non spécifique » pour les substances injectées.

Mais l'organe X n'est pas la seule glande du pédoncule oculaire impliquée dans cette inhibition de la mue : j'ai trouvé un parallélisme net, dans mes expériences, entre l'activité de la glande du sinus et celle de l'organe X, et le même rythme annuel de sécrétion. Une différence dans leur force existe pourtant : la glande du sinus a une action plus vigoureuse que l'organe X au-dessous de 21°. Au-dessus de cette température, les deux actions ne se distinguent plus. Ceci fait immédiatement songer à la possibilité de l'existence dans l'organe X, d'un précurseur de l'hormone inhibitrice et confirme ainsi ce que déjà la comparaison d'extraits frais et bouillis des deux glandes révèlait dans un autre domaine, celui du comportement chromatique. La glande du sinus transformerait, accumulerait et libérerait dans les conditions normales, le produit émis par la *pars distalis*, mais la température, au-dessus d'un seuil critique, pourrait l'activer directement dans l'organe X. Enfin au-delà d'un seuil optimum ou dans le cas où l'élévation de température est prolongée, la sécrétion s'épuise et le mécanisme d'inhibition est arrêté. C'est ce qui apparaît au mois d'août à 26°. La glande du sinus de *Palaemon serratus* ne fonctionne donc pas tout à fait comme celle de *Uca*, par exemple : alors que chez le crabe, PASSANO (1953) a mis en évidence une simple libération de l'hormone par la glande du sinus, chez la crevette, cette glande doit transformer auparavant la substance qu'elle reçoit sous forme de précurseur en un produit actif qu'elle libère ensuite. Mais toute l'hormone contenue dans la glande du sinus ne provient certainement pas uniquement de la *pars distalis* de l'organe X. D'autres cellules neuro sécrétrices du P.O. ou du cerveau peuvent lui fournir un complément de substance active, ce qui expliquerait son efficacité, dès le stade C. DRACH et GABE (1962) ont décrit l'évolution cyclique diphasique de la sécrétion de la *pars ganglionaris* de l'organe X : les cellules

présentent un maximum de sécrétion en C, suivi d'un minimum en $D'_1$, un second maximum plus faible en $D'''_1$ et un deuxième minimum en A 2. Dans ce cas, l'activité hormonale de la glande du sinus au stade C proviendrait en grande partie ou totalement de la pars *ganglionaris*, tandis qu'aux stades $D^0$ et $D'_1$, ce serait la *pars distalis* qui lui fournirait l'hormone précurseur. Cette influence présumée de la *pars ganglionaris* sur la mue explique aussi que l'ablation totale du P.O. ait une efficacité supérieure à l'ablation de chacune des glandes ou même du complexe. Une autre constatation rejoint cette hypothèse : l'ablation totale du pédoncule oculaire a encore au stade $D'''_1$ un pouvoir actif non négligeable, alors que l'ablation de chaque glande a un effet nul ou presque.

Il devient dès lors intéressant de se poser le problème du rôle des substances inhibitrices. Interviennent-elles directement sur des processus préparatoires à la mue ou modèrent-elles l'action de l'hormone antagoniste émise par l'organe Y ? Pratiquée au stade $C_4$ ou au stade $D'_1$, l'ablation de cette glande (ECHALIER, 1959) détermine l'arrêt immédiat de l'évolution du sujet. Si l'animal est opéré après le stade $D_2$, il muera et poursuivra son évolution jusqu'au stade $C_4$ suivant où il restera bloqué. Chez les crevettes, où par sa situation l'organe Y ne semble pas pouvoir être enlevé, nous devons admettre qu'il fonctionne de façon à peu près analogue et supposer que c'est aussi à partir du stade C et aux stades $D^0$ et $D'_1$ que son influence est déterminante. Or, c'est à ces mêmes stades qu'agit le complexe inhibiteur du P.O. Dans ces conditions, il est très difficile, comme l'a fait remarquer G. VERNET-CORNUBERT (1961), d'interpréter ces données : comment admettre en effet que deux substances antagonistes puissent agir presque simultanément dans le même contrôle ? Deux hypothèses sont possibles :

— ou bien les deux organes agissent séparément et directement sur des phénomènes métaboliques qui se traduisent par le décollement de l'hypoderme et la génèse des soies. Ces phénomènes peuvent être identiques ou différents et se compléter. On connaît déjà l'intervention du complexe pédonculaire dans de nombreux contrôles comme ceux de la glycémie, de la lipogénèse, de la calcification et de l'absorption d'eau... Or, chacune de ces parties du métabolisme se trouve modifiée au cours de la préparation à la mue. Si on ne connaît pas encore, cependant, à l'organe Y une influence précise dans les métabolismes particuliers, on sait pourtant que cette glande est absolument indispensable au déclenchement de l'ensemble des transformations biochimiques et biophysiques qui aboutissent à la mue. Dans le cas d'une action directe des glandes sur le métabolisme, les phénomènes entraînés par la sécrétion de l'organe Y ont une durée et une intensité fixées par le taux de l'hormone inhibitrice. Les travaux de NEILAND et SCHEER (1953) donnent une base à cette hypothèse.

— ou bien le complexe organe X-glande du sinus agit sur la libération de l'hormone de mue, qu'il freine d'abord et dont il régularise le taux ensuite. Dans ce cas, le déroulement de la prémue se trouve conditionné par les différences de taux entre les deux substances hormonales. On connaît de tels systèmes endocrines, chez les Insectes notamment, et par analogie on est tenté de rapprocher le couple de glandes antagonistes, constitué par le P.O. et l'organe Y chez les Crustacés, de celui des *corpora cardiaca-allata* et des glandes ventrales chez les Insectes.

D'autres faits renforcent l'hypothèse de l'action pédonculaire sur l'hormone de mue plutôt que sur les phénomènes métaboliques eux-mêmes. ECHALIER a tenté d'établir une relation entre les deux massifs glandulaires qui interviennent dans la mue des Crustacés. En supprimant à la fois les P.O. et l'organe Y, il n'a pas constaté la reprise du régime des mues Donc, en l'absence de l'hormone de mue, la disparition du facteur inhibiteur est insuffisante pour entraîner la préparation de la mue. CARLISLE (1957) a montré que chez des crabes âgés (*Carcinus*) une surproduction de l'hormone inhibitrice pouvait bloquer le régime des mues, tandis que chez d'autres espèces (*Maïa*) c'était l'atrophie de l'organe Y qui provoquait ce même blocage. Chez *Carcinus*, on peut induire une mue supplémentaire en enlevant les P.O., l'organe Y étant normalement développé. Chez *Maïa*, dont l'organe Y est très réduit, cette ablation des P.O. est sans effet. G. VERNET-CORNUBERT (1959-1960) a aussi obtenu des résultats comparables sur *Pisa*. On voit que, dès que l'équilibre est rompu entre ces deux substances, le régime des mues ou la durée du cycle sont modifiés. Cette rupture est provoquée soit par le conditionnement interne de l'animal (cas des crabes cités plus haut), soit par les facteurs externes.

Le complexe pédonculaire a une action variable au cours de l'année sur la durée des étapes. Son intervention dans de nombreux chapitres du métabolisme prouve qu'il exerce une action générale régulatrice : la préparation à la mue résume toutes ces transformations métaboliques. Je pense que son rôle est de limiter et de régulariser le débit ou l'action de l'hormone de mue sur le métabolisme, au cours de l'année d'abord, et en fonction des variations du milieu ambiant, ensuite. Ainsi s'expliquerait le rythme de sécrétion des deux glandes du pédoncule oculaire : rythme annuel permanent, mais remodelé par les conditions externes, thermiques notamment.

Il me semble que le terme inhibiteur qui qualifie le rôle de ce complexe pédonculaire ne rend pas clairement ni complètement compte de son action : il y a en effet inhibition de la mue, tant que la prémue n'est pas déclenchée, mais la sécrétion continue à être active pendant le début du stade D où son influence est régulatrice.

TABLEAUX RÉCAPITULATIFS DES ABLATIONS

Tabl. 92. — Opérations au stade C (fond blanc et *fond noir*) : Année 1957-1958. Température constante : 17°5.

| Opérés | | | | | | Témoins | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Date | Type d'opération | Taille moyen. (mm) | Nombre (mues) | Durée moyen. C-mue (jours) | Couleur | Taille moyen. (mm) | Nombre (mues) | Durée moyen. C-mue (jours) | Diff. (jours) | Rac.% |
| 18/9-22/10 | — X | 63 | 11/13 | 10 | 5 rouges<br>4 interm.<br>2 clair. | 64 | 6/12 | 12,1 | 2,1 | 17,3 |
| 26/10-26/11 | — X | 63 | 9/9 | 13,7 | 8 rouges<br>1 interm. | 65 | 5/5 | 14,5 | 0,8 | 5,5 |
| 23/11-19/12 | — X | 71 | 5/5 | 15,8 | 3 rouges<br>2 interm. | 67 | 6/6 | 19,5 | 3,7 | 19,0 |
| 31/1-18/2 | — X | 73 | 8/8 | 17,1 | 3 rouges<br>5 interm. | 73 | 9/9 | 22,3 | 5,2 | 23,3 |
| | — *X* | *71* | *6/6* | *16,5* | *6 rouges* | *75* | *6/6* | *19,1* | *2,6* | *13,6* |
| 1/3-7/4 | — X | 67 | 7/7 | 18,5 | 3 rouges<br>3 interm.<br>1 clair. | 62 | 7/7 | 21,8 | 3,3 | 15,1 |
| | | | | | | *70* | *5/5* | *20,8* | | |
| 13/4-1/5 | — X | 61 | 5/5 | 17,0 | 3 rouges<br>2 interm. | 67 | 5/5 | 18,5 | 1,5 | 8,1 |

Tabl. 93. — Opérations au stade C (fond blanc et *fond noir*) : Année 1959-1960. Température variable.

| Opérés | | | | | | | Témoins | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Date | 0° | Type d'opération | Taille moyen (mm) | Nombre (mues) | Durée moyen. C-mue (jours) | Couleur | Taille moyen. (mm) | Nombre (mues) | Durée moyen. C-mue (jours) | Diff. (jours) | Rac.% |
| 3/1-10/2 | 14° | — X | 72 | 8/8 | 24,1 | 7 rouges<br>1 interm. | 73 | 8/8 | 27 | 2,9 | 10,7 |
| | | | | | | | *65* | *9/9* | *26,2* | | |
| 3/3-20/3 | 16° | — S-X | 65 | 5/5 | 18,8 | 5 rouges | 63 | 5/5 | 22,2 | 3,4 | 15,3 |
| 18/3-27/4 | 17°2 | — S-X | 64 | 9/9 | 16,1 | 9 rouges | 64 | 12/12 | 20,7 | 4,6 | 22,2 |
| | | | | | | | *63* | *8/8* | *19,8* | | |
| | | — P.O. | 65 | 10/10 | 14,0 | 6 rouges | | | | 6,7 | 32,3 |
| 8/5-1/6 | 19° | — S-X | 65 | 6/6 | 13,1 | 5 rouges<br>1 interm. | 63 | 9/9 | 14,5 | 1,4 | 9,6 |
| | | — P.O. | 63 | 6/6 | 12 | 6 rouges | | | | 2,5 | 17,2 |

Tabl. 94. — Opérations au stade C. Année 1960-1961 (fond blanc). Température variable.

| Opérés | | | | | | | Témoins | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Date | 0° | Type opération | Taille moyen. (mm) | Nombre (mues) | Durée moyen. C-mue (jours) | Couleur | Taille moyen. (mm) | Nombre (mues) | Durée moyen. C-mue (jours) | Diff. | Racc.% |
| 3/12-3/1 | 13° | — X | 65 | 8/8 | 24 | 5 rouges<br>1 interm.<br>2 clair. | 65 | 6/6 | 26 | 2,0 | 7,7 |
| 16/3-5/4 | 17°2 | — X | 64 | 9/9 | 18,5 | 5 rouges<br>3 interm.<br>1 clair. | 68 | 17/17 | 20,4 | 1,9 | 9,3 |
| | | — S | 66 | 7/7 | 16,0 | 7 interm. | | | | 4,6 | 22,5 |
| 6/5-22/5 | 21°6 | — X | 58 | 8/8 | 9,7 | 4 rouges<br>4 interm. | 60 | 9/9 | 12,3 | 2,6 | 21,1 |
| | | — S | 60 | 7/7 | 9,8 | 7 interm. | | | | 2,5 | 20,3 |
| | | — S-X | 60 | 5/5 | 10,2 | 4 rouges<br>1 interm. | | | | 2,1 | 17,1 |
| 11/6-27/6 | 24°3 | — X | 58 | 11/11 | 9,1 | 9 rouges<br>2 interm. | 60 | 12/12 | 12,6 | 3,5 | 27,8 |
| | | — S | 60 | 9/9 | 9,2 | 4 rouges<br>5 interm. | | | | 3,4 | 27,0 |
| | | — S-X | 60 | 9/9 | 8,5 | 9 rouges | | | | 4,1 | 32,5 |
| | | — P.O. | 58 | 9/9 | 8,4 | 9 rouges | | | | 4,2 | 33,0 |
| 11/7-2/8 | 25°5 | — X | 59 | 12/12 | 9,6 | 11 rouges<br>1 interm. | 58 | 13/13 | 12,2 | 2,6 | 21,3 |
| | | — S | 60 | 11/11 | 9,5 | 6 rouges<br>3 interm.<br>2 clair. | | | | 2,7 | 22,1 |
| | | — P.O. | 58 | 9/9 | 8,8 | 9 rouges | | | | 3,4 | 27,9 |
| 9/8-28/8 | 26°4 | — X | 61 | 11/11 | 9,0 | 8 rouges<br>2 interm.<br>1 clair. | 61 | 14/14 | 9,5 | 0,5 | 5,3 |
| | | — S | 61 | 12/12 | 9,3 | 10 rouges<br>1 interm.<br>1 clair. | | | | 0,2 | 2,1 |
| | | — P.O. | 61 | 9/9 | 8,1 | 9 rouges | | | | 1,4 | 14,7 |
| 30/8-16/9 | 25°4 | — X | 59 | 9/9 | 9,3 | 7 rouges<br>2 interm. | 59 | 9/9 | 10,8 | 1,5 | 13,9 |
| | | — P.O. | 58 | 8/8 | 8,3 | 8 rouges | | | | 2,5 | 23,1 |
| 25/10-15/11 | 16° | — X | 67 | 8/8 | 16,7 | 4 rouges<br>4 interm. | 64 | 8/8 | 18,0 | 1,3 | 7,2 |
| | | — S | 67 | 7/7 | 16,1 | 1 rouge<br>4 interm.<br>2 clair. | | | | 1,9 | 10,6 |
| | | — P.O. | 64 | 8/8 | 15,2 | 8 rouges | | | | 2,8 | 15,5 |
| 22/11-20/12 | 15°3 | — X | 66 | 8/8 | 21,6 | 8 rouges | 66 | 8/8 | 22,6 | 1,0 | 4,4 |
| | | — S | 70 | 8/8 | 19,0 | 2 rouges<br>1 interm.<br>5 clair. | | | | 3,6 | 15,9 |

Tabl. 95. —Opérations au stade D. Années 1962, 1963, 1964. Fond blanc. Température variable.

| Opérés | | | | | | | | Témoins | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Date | 0° | Type opération | Stade | Taille moyen. (mm) | Nombre (mues) | Durée moyen. D-mue (jours) | Couleur | Taille moyen. (mm) | Nombre (mues) | Durée moyen. D-mue (jours) | Diff. | Racc.% |
| 22/1-7/3 | 14°5 | — X | D° | 60 | 9/9 | 19,6 | rouges | 61 | 12/12 | 22,3 | 2,7 | 12,1 |
| | | — S | D° | 57 | 8/8 | 19,2 | rouges | | | | 3,1 | 13,9 |
| | | — P.O. | D° | 60 | 11/11 | 19,9 | rouges | | | | 2,4 | 10,8 |
| 25/11-15/12 | 15°5 | — X | $D'_1$ | 62 | 8/8 | 15,2 | rouges | 65 | 9/9 | 16,8 | 1,6 | 9,5 |
| 5/1-30/1 | 14° | — X | $D'_1$ | 67 | 9/9 | 19,0 | rouges | 64 | 10/10 | 22,6 | 3,6 | 15,9 |
| | | — S | $D'_1$ | 66 | 10/10 | 16,8 | interm. | | | | 5,8 | 25,6 |
| | | — P.O. | $D'_1$ | 65 | 6/6 | 17,4 | rouges | | | | 5,2 | 23,0 |
| 11/3-11/4 | 15°5 | — X | $D'_1$ | 58 | 9/9 | 13,3 | rouges | 57 | 10/10 | 13,4 | 0,1 | 0,7 |
| | | — S | $D'_1$ | 56 | 7/7 | 13,8 | rouges | | | | +0,4 | +3,0 |
| | | — P.O. | $D'_1$ | 59 | 9/9 | 12,6 | rouges | | | | 0,8 | 6,0 |
| 26/6-8/7 | 24° | — X | $D'_1$ | 60 | 10/10 | 7,1 | rouges | 62 | 9/9 | 8,2 | 1,1 | 13,4 |
| 20/11-1/12 | 16°5 | — X | $D'''_1$ | 64 | 9/9 | 5,7 | rouges | 66 | 5/5 | 5,8 | 0,1 | 1,7 |
| 5/1-21/1 | 14° | — X | $D'''_1$ | 61 | 8/8 | 10,5 | interm. | 65 | 7/7 | 10,2 | 0,3 | 2,9 |
| | | — S | $D'''_1$ | 66 | 8/8 | 9,8 | interm. | | | | 0,4 | 3,9 |
| | | — P.O. | $D'''_1$ | 62 | 8/8 | 10,6 | rouges | | | | +0,4 | +3,9 |
| 12/2-3/3 | 13°5 | — X | $D'''_1$ | 66 | 8/8 | 10,8 | rouges | 65 | 15/15 | 10,3 | 0,5 | 4,8 |
| | | — S | $D'''_1$ | 66 | 9/9 | 10,7 | rouges | | | | 0,4 | 3,9 |
| | | — P.O. | $D'''_1$ | 65 | 7/7 | 8,7 | rouges | | | | 1,6 | 15,5 |
| 25/3-15/4 | 16°5 | — X | $D'''_1$ | 65 | 12/12 | 11,1 | rouges | 66 | 12/12 | 11,8 | 0,7 | 5,9 |
| | | — S | $D'''_1$ | 65 | 8/8 | 11,3 | rouges | | | | 0,5 | 4,2 |
| | | — P.O. | $D'''_1$ | 65 | 10/10 | 9,7 | rouges | | | | 2,2 | 18,6 |

QUATRIEME PARTIE

# CROISSANCE ET CALCIFICATION

## I. CROISSANCE

L'éventualité d'une action de l'organe X sur la croissance en longueur des crevettes devait être recherchée comme corollaire aux études sur la mue. Déjà il avait été constaté que des Crustacés privés de leurs pédoncules oculaires accusaient un accroissement de taille à la mue supérieur à celui des témoins (ABRAMOWITZ et ABRAMOWITZ, 1940 ; BAUCHAU, 1948 ; PASSANO, 1953 ; SCUDAMORE, 1947), accroissement qui est attribué à une absorption plus grande d'eau, et que des injections d'extraits de glande du sinus réduisent (CARLISLE, 1955). Il est bien établi que mue et croissance sont liées chez les Crustacés, mais le contrôle des deux phénomènes n'est peut-être pas le même et la relation entre la mue et la croissance n'est probablement pas aussi obligatoire qu'on s'accordait à le penser jusqu'ici.

**Conditions expérimentales**

L'accroissement de taille, c'est-à-dire de la longueur rostre-telson a été estimé en fonction de l'ablation des différentes glandes du P.O., au cours d'expériences échelonnées entre la fin du mois de novembre et le mois de mars. Pendant cette étude, la température de l'eau a varié autour de 15° en moyenne, avec un minimum de 13° en janvier. Les observations ont porté sur un grand nombre d'animaux, tous mâles, d'une taille comprise entre 50 et 75 mm, choisis au stade C et opérés au même stade. Pendant les expériences, les crevettes ont été maintenues sur

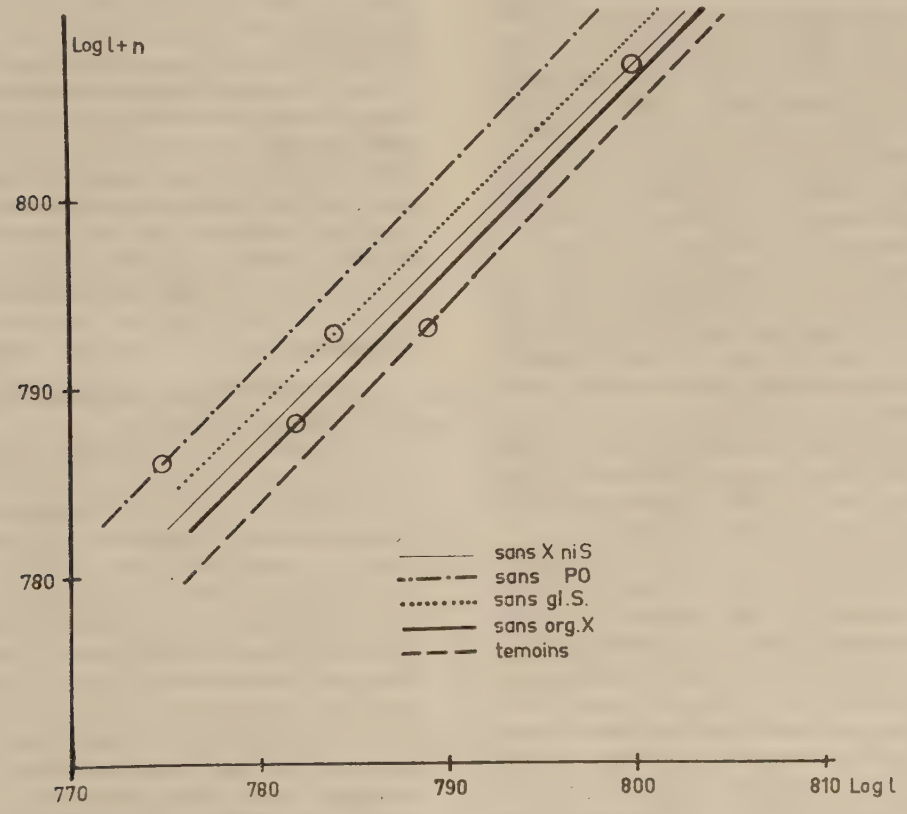



FIG. 96 – Croissance de *P. serratus* en fonction des différentes ablations.

fond blanc éclairé et ont été nourries trois fois par semaine. Les mesures ont été prises au début de l'expérience et le quatrième jour après l'exuviation.

Les droites de la fig. 96 représentent la croissance pour les différentes opérations. Elles ont été déterminées par la méthode des moindres carrés et correspondent aux nombres suivants d'animaux : 74 témoins, 64 crevettes sans organes X, 53 sans glandes du sinus, 20 sans organes X ni glandes du sinus et 46 sans P.O. Le tableau 98 résume les coordonnées des points moyens et les coéfficients de régression.

### Résultats

Il est apparu tout de suite que l'exuviation n'était pas automatiquement suivie d'une croissance en longueur. Des mues sans croissance ont déjà été signalées par quelques auteurs. Ce n'est donc pas un fait nouveau : PASSANO (1953) a constaté dans ses expériences que la plupart des mues se faisait sans accroissement de taille chez les *Uca* qui muaient « spontanément ». G. VERNET-CORNUBERT (1962) a donné l'exemple de mues de régénération où les taux de croissance sont très faibles ou nuls : elle a pu ainsi dissocier les deux phénomènes. La signification de ces mues sans augmentation de taille se trouve certainement dans une sorte de conversion du métabolisme, rendue nécessaire par la croissance ou la différenciation d'un organe ou d'un appendice particulier (comme c'est le cas pendant une régénération). Au cours de sa vie, l'animal doit adapter son métabolisme à des variations du milieu, aux changements des saisons, à des transformations internes (comme celles que peut provoquer la maturation sexuelle). Il est plausible que par suite d'une utilisation intense des réserves énergétiques, certaines mues se fassent sans croissance. Dans un cas extrême, c'est aussi ce qui se passe lorsque les animaux sont soumis à un jeûne prolongé : la mue est retardée et les animaux ne grandissent pas. D'ailleurs le facteur alimentaire et les conditions d'élevage influencent beaucoup le taux de croissance comme l'a fait justement remarquer ECHALIER (1959). J'ai obtenu des coefficients de croissance plus faibles que ceux de C. TCHERNIGOVTZEFF (1962) sur la même espèce. Je les attribue partiellement aux conditions d'élevage différentes, c'est-à-dire à une alimentation moins abondante et plus espacée, et à l'élevage en circuit fermé où l'eau de mer n'a pas une concentration saline constante en dépit de son fréquent renouvellement. Cette condition a une grande importance puisqu'il y a interférence entre la croissance et l'absorption d'eau à la mue. Mais d'autres raisons essentielles sont responsables de ce comportement différent. La cause la plus importante est certainement un caractère génétique, propre à ce groupe géographique : je crois que la population locale, dont les mues sont plus fréquentes et les cycles plus courts que celles des crevettes des côtes de Bretagne ou d'Angleterre (DRACH, 1944 ; CARLISLE, 1953), a une croissance plus faible à chaque exuviation, compensée par le plus grand nombre de mues. Le fait qu'il s'agisse d'animaux mâles intervient aussi : C. TCHERNIGOVTZEFF leur reconnaît un accroissement inférieur à celui des femelles. Enfin, il y a peut-être encore un rapport entre la maturité sexuelle et la période pendant laquelle ces animaux ont été examinés. Il aurait évidemment mieux valu faire cette étude en dehors de cette époque, mais cela n'est apparu qu'à l'examen des résultats. En tout cas, la reproduction peut abaisser le taux de croissance : HESS (1941) a pu montrer qu'il n'y avait pas de croissance chez les *Crangon* femelles à la mue qui suit l'éclosion des œufs.

Parmi les témoins, 60,8 % seulement des animaux examinés ont montré un accroissement de 1,31 mm pour une taille moyenne de 63 mm. Après l'ablation de l'organe X, dans les mêmes conditions expérimentales, le pourcentage des crevettes qui accroissent leurs dimensions augmente et passe à 71,8 %. Leur croissance est légèrement supérieure à celle des témoins : 1,43 mm pour une taille de 61 mm. La différence s'accentue avec les individus privés de glandes du sinus : 84,9 % des crevettes ont une croissance et celle-ci est de 1,5 mm en moyenne pour une taille de 60 mm.

Enfin l'épédonculation a un effet très puissant, puisque presque toutes les crevettes changent de taille : 89,1 % des animaux opérés ont augmenté leur longueur (60 mm en moyenne) de 1,63 mm. L'ablation double de l'organe X et de la glande du sinus a donné des résultats intermédiaires. Le graphique 97 réunit le pourcentage et le taux de croissance en fonction des diverses opérations. Cependant, en étudiant de plus près la croissance des divers individus et en les groupant par classes de longueurs, j'ai constaté que les opérations ont un maximum d'efficacité pour les animaux dont la taille est inférieure à 65 mm. L'effet baisse ensuite et les coéfficients de croissance des opérés rejoignent ceux des témoins.

### Discussion

En comparant les effets produits par les diverses opérations, on voit que :

1) l'ablation des organes endocrines, organe X, glande du sinus, pédoncule oculaire tout entier, produit un double effet sur la croissance : tout d'abord le pourcentage des animaux qui, dans des conditions plus ou moins favorables, réalisent une croissance, est supérieur à celui des témoins. Chez ces opérés, l'accroissement est lui aussi supérieur, lorsque toutefois la taille ne dépasse pas 65 mm. Le complexe hormonal pédonculaire montre donc plus d'activité chez les sujets jeunes que chez les plus âgés. Pourtant PASSANO (1953) n'avait pas trouvé, pour les mues normales, de corrélation apparente entre les taux de croissance et la taille absolue ou la longueur de l'intermue. Il faudrait pour vérifier cette possibilité opérer à deux époques ou à deux températures où les

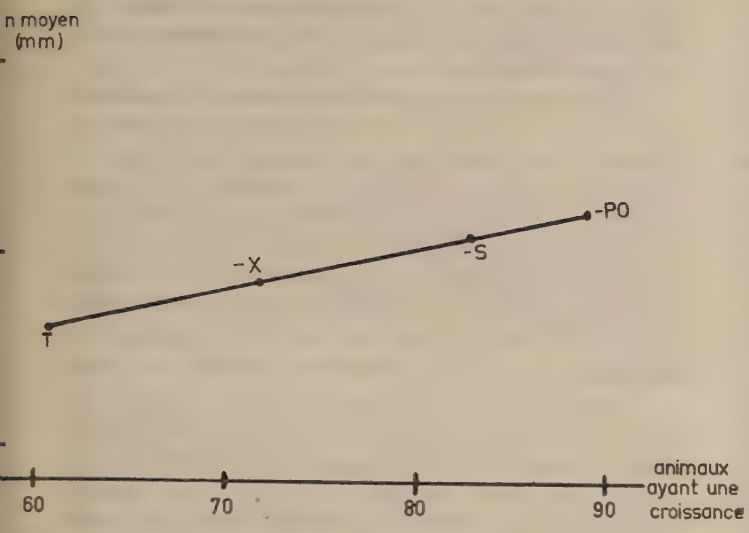



FIG. 97 — Influence des opérations sur le pourcentage de crevettes qui changent de taille à la mue et sur leur taux de croissance.

durées d'intermue sont très différentes. On pourrait aussi procéder à une seule époque sur des animaux appartenant à deux classes de tailles très éloignées et ayant en conséquence un très grand écart entre leurs durées d'intermue. Dans le cas présent je ne peu pas tirer de conclusion sur ce point.

2) les opérations font apparaître une taille ou un âge critique, à partir duquel l'influence sur la croissance est moins évidente. Pourtant la liaison entre la croissance et la mue reste nette puisque toutes les mues sont suivies d'une augmentation de taille après les opérations (ce fait incline à envisager l'existence d'une hormone unique contrôlant les deux phénomènes). On sait que la durée de l'intermue croit en fonction de la taille (L. NOUVEL, 1933, 1937). Il est tentant de rapprocher ces deux faits et d'essayer de leur trouver une explication commune.

Si la substance inhibitrice de la mue et celle de la croissance ne sont qu'une seule et même substance, l'allongement de l'intermue ne peut s'expliquer que comme une conséquence de l'hyperactivité de la sécrétion pédonculaire, ou de l'affaiblissement de l'activité de l'organe Y. Ces deux raisons ont été vérifiées séparément chez des crabes parvenus à un âge critique et qui présentent un blocage du rythme de leurs mues et un arrêt de croissance (CARLISLE, 1957 ; G. VERNET-CORNUBERT, 1959, 1960). Or l'organe Y ne semble pas modifier le taux de croissance (implantations de greffons : ECHALIER, 1959). Chez les grands individus de *P. serratus*, il y a à la fois ralentissement du rythme des mues et croissance. Il faut admettre que le principe pédonculaire n'agit pas avec la même vigueur sur les deux phénomènes. Tandis qu'un seuil d'activité optimum est dépassé pour le freinage de la croissance, l'allongement de la durée d'intermue nécessite un taux plus élevé de sécrétion pédonculaire. C'est ce qu'en d'autres termes PASSANO tente d'expliquer quand il suggère que les mécanismes d'absorption de l'eau (c'est-à-dire ceux qui sont considérés comme responsables du taux de croissance (DRACH, 1936 ; CARLISLE, 1955) ont un seuil beaucoup plus bas que l'induction de la mue.

Il existe pourtant une autre possibilité : elle est suggérée par CARLISLE (1955) qui pense qu'une hormone distincte de l'hormone inhibitrice de la mue règle l'absorption d'eau et la croissance. Mais nous manquons complètement d'éléments pour trancher ce dilemme.

3) Une dernière remarque concerne les activités relatives des différentes unités glandulaires du P.O. Comme toujours, l'organe X montre un effet inhibiteur sur la croissance moins puissant que celui de la glande du sinus dont l'action reste cependant plus faible que celle du P.O. entier. Ceci confirme les résultats rapportés par PASSANO (1953). Cet auteur a noté chez les crabes, un effet très puissant de l'épédonculation sur la croissance et une influence moyenne des ablations d'organes X, seuls, ou de glandes du sinus. C'est aussi une confirmation de l'étude de C. TCHERNIGOVZEFF sur cette même espè-

Tabl. 98. — Tableau récapitulatif des coordonnées des points moyens et des coéfficients de régression des droites de croissance pour les différentes catégories de crevettes.

| Coordonnées du point moyen | Témoins | Opérés - X | Opérés - S | Opérés - X - S | Opérés - P.O. |
|---|---|---|---|---|---|
| M x | 0,789 | 0,782 | 0,784 | 0,800 | 0,775 |
| M y | 0,793 | 0,788 | 0,793 | 0,807 | 0,786 |
| Coefficient de régression | 1,0325 | 1,004 | 0,967 | 0,967 | 0,975 |

ce : *P. serratus*. Elle conclut à l'action puissante du P.O. sur la croissance en longueur, parallèlement à son action sur la durée d'intermue. Elle a, de plus, décelé une influence de la température dans la croissance.

**N.B.** L'action directe du principe hormonal du pédoncule oculaire comme agent de croissance a été recherchée par la méthode déjà utilisée par NAVEZ et KROPP (1934). Des pédoncules oculaires ont été broyés, mis en solution, bouillis et filtrés. Des blocs d'agar-agar imbibés de cet extrait ont été déposés sur des coléoptiles d'avoine décapités ou des racines de lupin sectionnées à leur pointe. Les expériences ont eu lieu à l'obscurité. La croissance décelée (cas des coléoptiles) est difficilement appréciable, il n'est pas possible d'enlever les pré-auxines qui existent encore dans la graine et d'empêcher un début de diffusion des auxines avant la décapitation. Ce procédé n'est pas assez rigoureux et ne peut donc être retenu et utilisé dans une étude de la croissance pour mettre en évidence une action distincte de l'hormone pédonculaire.

## II. CALCIFICATION

KOLLER a le premier rapporté qu'il y avait moins de calcium dans les exuvies rejetées par des *Crangon* privées de leurs pédoncules oculaires que dans celles des témoins. Bien que les travaux sur la fixation du calcium et sa relation avec la mue montrent que son métabolisme est affecté par le complexe hormonal du P.O. (KLEINHOLZ, 1940, 1941 ; KLEINHOLZ et BOURQUIN, 1941 ; KYER, 1942 ; NUMANOI, 1937, 1939 ; PAUL et SHARPE, 1916 ; SCUDAMORE, 1942, 1947...), les recherches n'ont pas approfondi spécialement le rôle de l'hormone pédonculaire sur la calcification du tégument. Pourtant cette influence est fortement soupçonnée (KNOWLES et CARLISLE, 1956 ; PASSANO, 1960).

### Conditions expérimentales

La méthode la plus simple consistait à comparer les poids secs des exuvies rejetées par des animaux opérés.

Les carapaces abandonnées après la première et la seconde mues furent recueillies, placées à l'étuve Poupinel à 100° et séchées à poids constant. Les animaux utilisés proviennent de plusieurs expériences : les unes ont eu lieu au début de l'hiver, les autres au printemps. Toutes les opérations ont été faites au stade C.

Je n'ai pas trouvé de relation entre le poids des exuvies et la taille ou l'accroissement de taille des animaux. Par contre, toutes les crevettes n'ont pas mué avec la même vitesse. La rapidité de la mue dépend à la fois de l'opération et de l'époque à laquelle elle fut pratiquée. Aussi les durées d'intermue entre la première et la seconde mues expérimentales ont-elles été soigneusement relevées pour chaque animal.

### Résultats

Dans presque tous les cas, qu'il s'agisse de témoins ou d'opérés, j'ai noté une perte de poids entre la première et la seconde exuvies. Rares sont les animaux dont l'exuvie est devenue plus lourde la seconde fois. Je crois que cette perte de poids est dûe au maintien prolongé en circuit fermé d'eau de mer et peut-être à l'alimentation.

Le tableau 99 résume les résultats acquis par cette étude.

Si la taille est encore assez voisine pour les quatre sortes de crevettes (l'écart ne dépasse pas 3 ou 4 mm), les résultats diffèrent selon qu'il s'agit des premières ou des secondes exuvies. Le poids moyen des premières exuvies est plus grand chez les crevettes témoins que chez les opérées, mais il décroît dans l'ordre habituel chez celles-ci : les animaux sans organes X ayant des carapaces encore plus lourdes que celles des individus sans glandes du sinus ou sans P.O. Les secondes carapaces pèsent en moyenne moins dans chaque série que les premières, mais les différences de poids s'effacent entre les témoins et les crevettes sans organes X ou sans glandes du sinus. Cependant, elles subsistent chez celles qui ont subi l'épédonculation totale. Il se trouve ainsi que la perte de poids globale entre les deux exuvies est plus forte pour les témoins. Mais on sait que les intermues sont plus longs chez ceux-ci. Si l'on fait intervenir la durée moyenne de l'intermue entre les deux exuviations expérimentales, c'est-à-dire si l'on calcule la perte de poids quotidienne, on constate alors que cette dernière valeur est très faible pour

Tabl. 99. — Influence des opérations sur le poids des 1re et 2e exuvies.

| Catégorie | Moyenne de taille (mm) | Nombre | Poids moyen 1re exuvie (mg) | Poids moyen 2e exuvie (mg) | Perte poids totale (mg) | Perte poids quotidienne (mg) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Témoins | 62,1 | 54 | 142,3 | 109,2 | 33,1 | 0,8 |
| P.s. - X | 62,3 | 55 | 133,1 | 106,0 | 27,1 | 1,1 |
| P.s. - S | 58,0 | 25 | 123,4 | 102,4 | 21,0 | 0,98 (1,19) |
| P.s. - P.O. | 59,4 | 27 | 111,0 | 83,0 | 28,0 | 1,62 (1,75) |

les témoins et qu'elle croît progressivement en fonction des ablations (fig. 100). Ainsi cette perte de poids quotidienne est inférieure après l'ablation de l'organe X à celle produite par l'ablation de la glande du sinus, elle-même plus faible que la perte entraînée par l'épédonculation.

On remarque dans la dernière colonne que deux valeurs figurent côte à côte pour les animaux privés de glandes du sinus et pour ceux dont les P.O. ont été enlevés. La première de ces valeurs indique la perte de poids journalière en tenant compte d'un sujet aberrant dont l'exuvie accusait une très forte augmentation de poids dans chaque cas. La seconde valeur est obtenue en excluant ce sujet des calculs.

**Discussion**

Le rôle du P.O. dans la calcification et la minéralisation de la carapace n'est bien net qu'à la première mue expérimentale. Il freine le retrait des sels minéraux du tégument qui sera rejeté. Cette influence apparaît moins bien à la seconde mue en élevage (mais cela peut être dû au maintien prolongé des animaux en circuit fermé : l'évolution de l'équilibre des sels minéraux dans le milieu peut suffire à troubler le métabolisme du calcium principalement, et à masquer l'effet des opérations). Cependant si l'on fait intervenir la durée de l'intermue qui sépare les deux exuviations, il est possible de faire réapparaître cette influence hormonale. La perte quotidienne de sels est plus importante après l'enlèvement des glandes du P.O. Elle traduit bien une accélération du retrait des sels de la carapace et montre l'assujetissement de la mue et de la calcification au même mécanisme régulateur.

Ici encore il y a une contradiction entre les Natantia et les Brachyoures : PASSANO (1953, 1960) fait état d'exuvies plus lourdes chez les crabes opérés que chez les crabes normaux et il attribue ce fait à une résorption des sels minéraux de l'ancien exosquelette, rendue incomplète par l'accélération de l'intermue. J'ai observé des exuvies plus fragiles pour les opérés, et si quantitativement les résultats sont discutables pour la seconde mue, ils ne le sont pas pour la première. D'ailleurs, KOLLER a observé le même phénomène sur *Crangon*. Il se peut que cette différence provienne justement du temps nécessaire à cette résorption, certainement plus long chez les crabes, et du stade d'intervention de l'hormone.

Cependant, l'interprétation de PASSANO demeure valable pour les crevettes : l'absorption massive d'eau après ces mues forcées est très favorisée par l'élasticité du tégument qui se forme et se minéralise incomplètement. Dans ce cas, l'accroissement anormal de la taille après les ablations des glandes du sinus et du P.O. surtout, relèverait autant du trouble du métabolisme du calcium que de celui de l'eau.

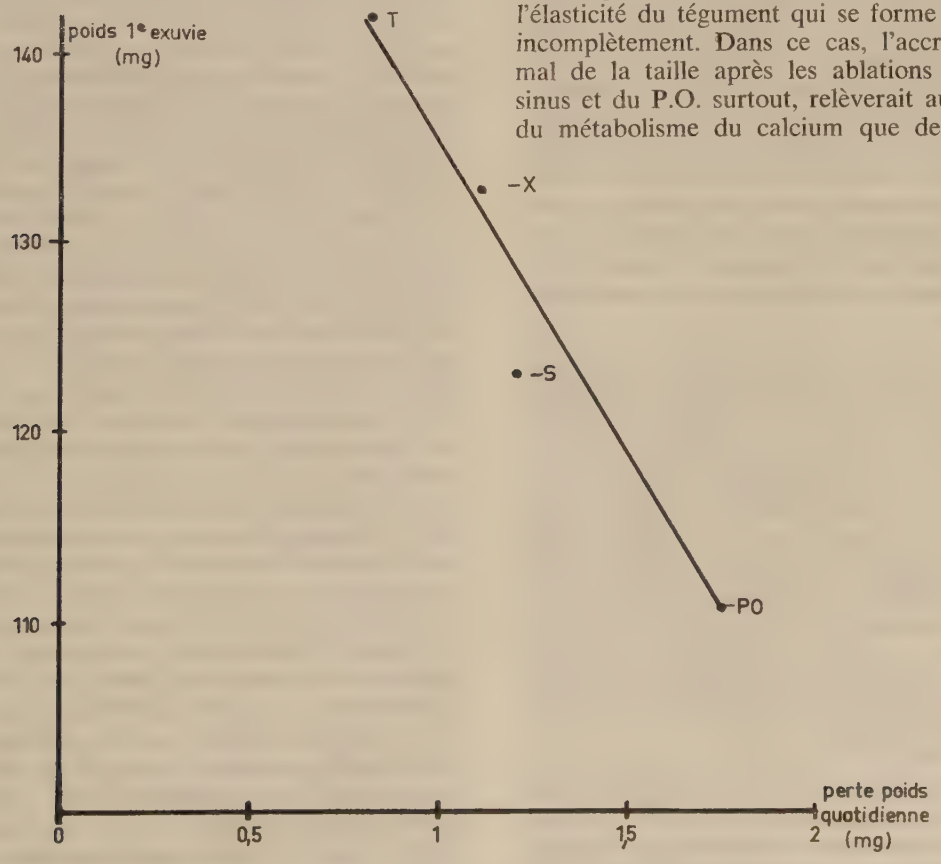



FIG. 100 — Diminution quotidienne du poids de la carapace pour les différentes catégories d'opérés, en fonction du poids de la première exuvie.

# DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSIONS

Si la fonction de l'organe X dans l'endocrinologie de *Palaemon serratus* a été l'objet principal de cette recherche expérimentale, cette étude ne pouvait être précise qu'en déterminant la part exacte de la glande du sinus dans certains contrôles physiologiques. Pour cela, les deux glandes devaient être étudiées dans les mêmes conditions et avec les mêmes techniques expérimentales. C'est ce qui a été réalisé dans ce travail. Il devait m'amener à examiner sérieusement la relation qui existe entre les deux glandes et à constater de profondes différences entre les Brachyoures et les Natantia. Parmi ceux-ci, la crevette *Palaemon serratus* s'est révélée un très bon matériel d'étude, d'autant plus intéressant que son cas a soulevé de nombreuses controverses que seule l'ablation sélective des glandes pouvait résoudre.

L'organe X (*pars distalis*) a dans le comportement chromatique un rôle, qui peut paraître effacé en comparaison de celui de la glande du sinus, mais qui se révèle fondamental à longue échéance. Si l'ablation de la glande du sinus entraîne l'expansion immédiate et totale des chromatophores, la disparition rapide du rythme diurne et la destruction des pigments, celle de l'organe X produit une dispersion progressive des chromatophores et l'abolition lente du rythme diurne. Cependant elle n'a pas l'efficacité de la glande du sinus (et à plus forte raison du pédoncule oculaire tout entier) sur la génèse des pigments.

L'existence dans le P.O. de deux substances voisines agissant sur les chromatophores est démontrée : l'une très active (même en extrait brut) dans la glande du sinus, intervient directement dans les changements de couleur rapides qui exigent des taux élevés d'hormone immédiatement disponible ; l'autre dans l'organe X, en apparence moins efficace, mais sans laquelle la glande du sinus ne peut conserver le contrôle des changements de couleur, lorsque sa propre sécrétion est épuisée. Les expériences d'injections ont fait également ressortir la possibilité pour cette substance naturellement peu efficace d'être convertie en une hormone beaucoup plus active par un traitement approprié (ébullition).

Il semble évident que le principe trouvé dans l'organe X soit un précurseur de celui de la glande du sinus. Ce fait est encore confirmé par l'analyse du contrôle de la mue. Contrairement à ce qui a été démontré chez les Brachyoures (Passano, 1953), dans le cas présent la glande du sinus assure une inhibition plus grande que celle de l'organe X sur le cycle d'intermue, si toutefois la température est inférieure à 21° (pour les crevettes marocaines). Au-dessus de cette température, l'influence des deux glandes sur la mue est équivalente. Il n'y a qu'une explication à ce phénomène : l'activation directe de la substance précurseur dans l'organe X par l'élévation de température. Enfin, le parallélisme entre l'activité de ces deux glandes est très complet : elles ont un cycle annuel de sécrétion semblable et les mêmes remarques s'appliquent à l'une comme à l'autre : suspension du pouvoir actif au moment de la reproduction, recrudescence d'activité au printemps plus importante qu'à l'automne, à une égale température (influence probable de l'allongement de la période lumineuse quotidienne). La croissance et la calcification prouvent aussi le contrôle exercé par les deux glandes et indiquent toujours cette supériorité d'action de la glande du sinus sur l'organe X.

Il est donc possible de conclure après cet examen expérimental de la participation des deux glandes dans le contrôle de quelques-unes des fonctions de *Palaemon serratus,* à la présence, dans la *pars distalis* de l'organe X, d'un précurseur de l'hormone trouvée dans la glande du sinus. Ce point de vue est d'ailleurs en accord avec les données de l'histogénèse des deux glandes. Pyle (1943) et Hubschman (1963) ont tous deux constaté l'apparition précoce de l'organe X (Spx), déjà présent dans les œufs de *Pinnotheres, Homarus, Palaemonetes,* et reconnaissable par ses structures en bulbe d'oignon. La formation de la glande du sinus est, dans les trois cas, beaucoup plus tardive au cours de la vie larvaire. Hubschman n'y voit aucune accumulation de matériel jusqu'au passage à la vie post-larvaire. Bien plus, il ne reconnait pas d'activité sécrétrice aux cellules de l'organe X ganglionaire avant la métamorphose. Ainsi il est clair que l'organe Spx (*pars distalis*) est le seul centre hormonal fonctionnel dans les P.O. de la larve. Son rôle s'exerce sur les chromatophores, le taux de croissance (Hubschman, 1963), mais reste nul toutefois sur le rythme des mues qui n'est pas encore soumis à un contrôle inhibiteur pédonculaire (en effet l'inhibition de la mue semble liée au fonctionnement du complexe organe X-glande du sinus et n'apparaît d'une manière évidente qu'au cours de la vie post-larvaire). Il est vraisemblable que l'organe X perd de son importance directe au moment du développement de la glande du sinus et du fonctionnement des autres cellules neurosécrétrices du P.O., et que son activité, bien que persistante chez

l'adulte, ne peut suffire à assurer les besoins hormonaux étendus et variés qu'exige la croissance de l'adulte.

Dans cette optique il devient nécessaire de bien reconsidérer le rôle de la glande du sinus. S'il est difficile d'admettre qu'elle ne soit qu'un centre d'accumulation et de décharge d'une substance produite dans d'autres parties du S.N., comme PASSANO (1953) incline à le croire pour certains crabes, il paraît tout aussi improbable qu'elle soit le lieu essentiel de la production hormonale pédonculaire, comme l'avance ENAMI (1951) pour d'autres crabes. Cet auteur a en effet mis en évidence dans la glande du sinus de *Sesarma dehaani* trois types d'inclusions, différentes à la fois par leur viscosité et leurs affinités aux colorants. Les unes (colloïde A) sont de nature très homogène, fortement acidophiles, et leur viscosité est élevée. Les secondes (colloïde B) sont constituées de granules chromophobes portés par une matrice faiblement teintée par la fuchsine acide et leur viscosité est déjà plus faible. Enfin les dernières (colloïde C), très fluides, de contours mal définis, sont caractérisées par une formation vacuolaire intense et par leur réaction aux colorants basiques. A côté de ces trois catégories d'inclusions, ENAMI a pu identifier des formes intermédiaires dérivées de ces trois colloïdes. Il a d'autre part fait remarquer qu'un traitement à la pyridine diluée faisait disparaître l'opalescence de la glande et détruisait le colloïde C, en même temps qu'il inversait l'affinité des deux sortes de composés de la sécrétion B à la fuchsine. Il constate donc des transformations et des possibilités de modifications chimiques de la substance hormonale contenue dans la glande du sinus (PYLE, 1943, a également décelé un virage dans la coloration du matériel de la glande du sinus au moment de la mue). Cependant ENAMI attribue la sécrétion de cette hormone à l'activité des noyaux visibles dans la glande du sinus et il admet que le produit hormonal décelé dans les cellules $\beta$ de la *medulla terminalis* (autrement dit de l'organe X) pourrait avoir un rôle important dans le contrôle de l'activité sécrétrice de la glande du sinus. GABE (1952) a apporté également la preuve histologique de l'existence de deux substances ayant des propriétés tinctoriales distinctes, mais dans la glande du sinus et dans l'organe X. Cette différence traduit donc, soit une neurosécrétion dans la glande du sinus, soit la transformation d'une substance pré-existante. L'évolution du matériel issu de l'organe X, et sa migration le long du nerf qui joint cet organe à la glande du sinus, observées d'abord par BLISS et WELSH (1952), favorisaient plutôt l'hypothèse de l'existence d'une pré-hormone dans l'organe X. Les résultats que j'ai acquis expérimentalement, aussi bien sur le comportement chromatique que sur la mue, vérifient l'exactitude de cette supposition. Ils prouvent qu'un précurseur de la substance chromactive et de la substance inhibitrice de la mue se forme bien dans l'organe X (ici la *pars distalis*), qu'il acquiert de l'activité hors de celle-ci, et vraisemblablement non seulement sur le trajet des axones, mais surtout dans la glande du sinus qui le libère ensuite. Ainsi se trouvent conciliées deux théories, déduites toutes les deux de résultats expérimentaux obtenus sur des crabes : l'une celle d'ENAMI, construite d'après les données du comportement chromatique qui voit dans la glande du sinus la source du produit hormonal actif, dont la sécrétion serait sous le contrôle de l'organe X ; l'autre, énoncée par PASSANO, à la suite d'une étude sur la mue, qui attribue au contraire à l'organe X, la synthèse de l'hormone pédonculaire et seulement une fonction d'accumulation et de libération à la glande du sinus.

Cependant tout le matériel contenu dans la glande du sinus ne lui est pas fourni exclusivement par la *pars distalis* de l'organe X. L'influence des deux glandes sur les chromatophores est à ce sujet significative : l'activité de la glande du sinus est plus intense au stade C, celle de l'organe X au stade $D'_1$. Le matériel accumulé par la glande du sinus au stade C est produit, en partie, dans les cellules de la *pars distalis* de l'organe X, et en partie aussi, dans d'autres cellules neurosécrétrices du P.O. ou du cerveau (BLISS et WELSH, 1952). DRACH et GABE (1962) ont reconnu une sécrétion particulièrement abondante au stade C dans la *pars ganglionaris*. L'activité de la glande du sinus diminue fortement au stade $D^0$ et beaucoup moins et très régulièrement ensuite. La chute du taux de l'hormone dans la glande du sinus, au stade $D^0$ doit inciter l'organe X (*pars distalis*) à une active sécrétion à partir de ce stade. Elle maintient ainsi à peu près égale la concentration d'hormone dans la glande du sinus jusqu'en $D'''_1$.

On pourrait objecter qu'en ce qui concerne la mue, ces différences entre les moments d'action des deux glandes n'apparaissent pas, la glande du sinus produisant presque toujours, compte tenu de la température, une accélération plus grande que celle de l'organe X. Cela tient à une raison bien simple : dans les extraits injectés, l'activité entière de l'organe X est développée par l'ébullition et utilisée sur les chromatophores. Ce n'est certainement pas le cas dans les conditions normales où la totalité de la substance dans l'organe X n'est pas épuisée. Mais cela se traduit dans l'aspect de la glande par une opalescence et une netteté plus grandes au début du stade D. De plus, les chromatophores se montrent particulièrement sensibles aux très faibles variations de concentration de l'hormone.

Dans une étude sur les glandes du pédoncule oculaire, une question essentielle est celle du nombre d'hormones impliquées dans les divers contrôles. La substance trouvée dans l'organe X se compare par la complexité de ses effets à celle de la glande du sinus. Elle cache aussi une complexité de nature où le nombre d'hormones en jeu reste problématique. Mes expériences ont porté sur des domaines trop généraux pour que j'aie la possibilité et le droit d'envisager autre chose qu'une action globale de chacune

des deux sécrétions, mais il convient de souligner aussi que, dans ces expériences, les conséquences des ablations des glandes se manifestent pour les mêmes animaux aussi bien sur le comportement chromatique que sur la mue mettant ainsi l'accent sur une relation possible entre les deux contrôles. D'autre part, il est troublant de constater qu'au cours des dernières années, l'examen des fonctions de la glande du sinus a été de plus en plus restrictif, bien que cet organe contienne un matériel hormonal abondant et riche, apparemment issu de différentes régions neurosécrétrices.

Dans le contrôle exercé par le P.O., les facteurs externes ont une grande importance, influençant à la fois le métabolisme et le mécanisme régulateur. Ceux qui atteignent directement le métabolisme comme l'alimentation, la température, la concentration ionique du milieu, entravent ou favorisent l'action hormonale. Finalement les changements de couleur, la fréquence des mues, le taux de croissance... sont les conséquences ou les manifestations de l'interférence entre l'évolution métabolique normale (déjà calquée sur un certain nombre de rythmes intrinséques) et les variations du milieu externe. Il ne fait pas de doute que le système pédonculaire intervient dans un contrôle beaucoup plus général que celui de quelques fonctions particulières. Le complexe hormonal du P.O. manifeste une très grande activité au stade $D'_1$, stade pendant lequel le taux des réserves organiques est le plus élevé dans la glande digestive (RENAUD, 1949), où la consommation d'oxygène est la plus intense (SCHEER, 1957) et aussi où l'activité de certains systèmes enzymatiques est la plus grande (KRISHNAN, 1954, dans SCHEER, 1957). SCHEER faisait remarquer d'ailleurs dans le même article, que les changements du métabolisme reflètent des changements dans les processus enzymatiques au niveau cellulaire et estimait que c'est au niveau du métabolisme cellulaire que s'exercerait l'action hormonale. Dans cette action régulatrice, la variabilité des taux d'hormone libérée dans le sang provoque des réponses plus ou moins étendues (concentration des pigments et hyperglycémie, par exemple, sous l'influence d'injections d'extraits de P.O. (ABRAMOWITZ et *al.* 1944), et le déséquilibre de certains phénomènes peut entraîner celui des processus auxquels ils sont liés : RENAUD (1949) a suggéré un rapport entre le taux des acides gras et l'absorption d'eau ; TRAVIS (1955) a envisagé le rôle des acides gras dans le transport du calcium. L'ablation de la glande du sinus et le jeûne entraînent une baisse dans la teneur en lipides (NEILAND et SCHEER, 1953). Il ne serait donc pas inattendu de déceler un trouble de la calcification, si le métabolisme des corps gras est modifié. J'ai moi-même relevé chez des animaux sous-alimentés une calcification irrégulière de la carapace. Cet exemple donne une idée de l'intrication des phénomènes métaboliques et ils sont trop nombreux à être impliqués dans les changements de couleur, la mue et la croissance, pour qu'une dissociation des différentes activités de l'hormone puisse être faite actuellement avec succès.

Un autre problème non résolu s'ajoute à celui du nombre d'hormones, c'est celui de la nature du mécanisme qui transforme la substance précurseur de l'organe X en substance active dans la glande du sinus. L'activation du précurseur nécessite un mécanisme qui doit produire une modification de la nature chimique de l'hormone comparable à celle obtenue par l'ébullition ou le traitement par l'alcool (KNOWLES, 1955). Peut-être est ce le changement de pH dans la glande du sinus. Si la réponse à cette question est tout à fait énigmatique, il convient de rappeler que PYLE (1943) a constaté le même changement du pH dans la glande du sinus de *Pinnotheres maculatus* au cours de la mue et sous l'influence du jeûne. Dans les deux cas, la réaction de la sécrétion a été trouvée acidophile. Le changement du pH dans la glande du sinus pourrait être considéré comme le résultat direct de l'activité de la glande, mais un facteur externe pourrait aussi, comme dans le cas exposé par PYLE, soutenir ou gêner cette activité.

# RESUME

Le rôle de la *pars distalis* de l'organe X dans la physiologie de la crevette *Palaemon serratus* a été recherché au moyen d'expériences d'ablations et d'injections et comparé dans les mêmes conditions expérimentales à celui de la glande du sinus ou du pédoncule oculaire tout entier. Il est apparu ainsi que l'organe X intervient dans le contrôle des changements de couleur et des phénomènes préparatoires ou liés à la mue comme la croissance et la calcification.

Jusqu'à présent, dans le contrôle hormonal assuré par le pédoncule oculaire dans les changements de couleur, seule l'action de la glande du sinus était bien connue. Il avait aussi été établi (PASSANO, 1953), que l'intervention de cette glande dans l'inhibition de la mue, chez les crabes, était réduite à la libération de l'hormone, le rôle essentiel appartenant à l'organe X. Cependant, bien que constatée chez les Natantia (DRACH, 1944), cette propriété inhibitrice sur la mue du complexe pédonculaire a été mise en doute (CARLISLE, 1955 ; SCHEER, 1954, 1959).

Dans les changements de couleur, les expériences d'ablations et d'injections ont permis de mettre en évidence la part prise dans ce contrôle par l'organe X et de la différencier du rôle de la glande du sinus. Les ablations ont prouvé que l'action de la glande du sinus sur les pigments est très forte et immédiate et s'exerce aussi sur leur synthèse. Au contraire l'organe X agit lentement et progressivement, mais n'intervient pas dans l'élaboration des pigments. La migration des pigments rétiniens est aussi affectée par l'ablation de chacune des glandes. Les injections ont montré que l'organe X contient un principe inactif par nature, mais susceptible d'être transformé par un traitement approprié (ébullition) en une substance plus efficace. L'hormone contenue dans la glande du sinus, active à l'état brut, ne change que très peu d'activité après le même traitement. La force des extraits pédonculaires est très comparable, bien que légèrement plus grande, à celle des extraits de glande du sinus. Elle décroît du stade C au stade $D'''_1$. L'activité de la glande du sinus provient de l'hormone émise par la *pars distalis,* dont la sécrétion maximale a lieu au stade $D'_1$, mais partiellement d'autres groupes neurosécréteurs (au stade C surtout).

Le déterminisme de la mue a été analysé tant par l'observation que par des ablations (28 expériences groupant plusieurs catégories d'une dizaine d'opérés chacune, dans diverses conditions expérimentales). L'étude du contrôle hormonal de la mue établit sans laisser de doute, le rôle inhibiteur du P.O. et des deux glandes et fait ressortir le caractère cyclique des sécrétions glandulaires. La température, la lumière, la saison, l'alimentation influencent le rythme des mues. A une température inférieure à 21°, l'organe X montre, pour freiner la préparation à la mue, une efficacité inférieure à celle de la glande du sinus, elle-même plus faible que celle du P.O. Au-dessus de cette température, la différence entre l'activité des deux glandes s'efface. C'est au printemps et au début de l'été que l'influence hormonale est la plus forte ; elle disparaît presque complètement au mois d'août en raison de la forte élévation de la température : témoins et opérés muent alors avec une vitesse identique, minimale pour l'année. Mais il existe aussi un autre seuil inférieur dans l'activité des glandes : il coïncide en fin d'année avec la période de reproduction. C'est aussi à cette époque que se manifeste dans la population locale, une ou plusieurs mues massives. Le moment d'action de l'hormone a été recherché : elle agit dès le stade C, si l'intermue est court (été), mais son influence se restreint au stade D, si l'intermue est long (hiver) ; de toute façon, le stade D est toujours plus long que le stade C. Il semble que ce soit la température qui détermine la durée d'activité de l'hormone inhibitrice. Sur des femelles incubantes, l'ablation de l'organe X entrave le développement des œufs en accélérant la reprise de la préparation de la mue.

La croissance est aussi sous la dépendance de la sécrétion pédonculaire. Toutes les mues ne sont pas suivies d'allongement et le taux de celui-ci est variable. Les ablations des glandes du P.O. augmentent le pourcentage des animaux qui changent de taille à la mue, dans les mêmes conditions expérimentales, et augmentent aussi leur accroissement. Les différences sont toutefois faibles entre les divers opérés ; comme toujours l'effet majeur est obtenu avec des animaux épédonculés et l'effet le plus faible avec les crevettes privées d'organes X. Au-dessus d'une taille critique, les glandes agissent moins efficacement sur la croissance.

La calcification de la carapace est soumise, elle aussi, à un contrôle de la part du P.O. : il n'est parfaitement évident qu'à la première mue expérimentale, mais si l'on tient compte de la durée d'intermue, on s'aperçoit que l'organe X, la glande du sinus et le P.O. exercent un contrôle progressivement plus efficace sur le retrait des sels minéraux de l'ancienne carapace et leur dépôt dans la nouvelle. La croissance

apparaît donc comme liée à la fois à la vitesse de mue, à l'absorption d'eau et à la calcification du tégument.

Pour conclure, il est prouvé que le complexe pédonculaire renferme une sécrétion inhibitrice de la mue, contenue sous la forme d'un précurseur dans la *pars distalis* de l'organe X. Cette substance est transformée en une hormone active et libérée par la glande du sinus. Dans des conditions particulières (hausse de température, par exemple), cette transformation peut se faire directement dans l'organe X. L'évidence expérimentale prouve l'activité dans le P.O. d'autres unités neurosécrétrices (*pars ganglionaris* de l'organe X, par exemple). Les substances qui y sont élaborées permettent à la glande du sinus de fonctionner d'une façon très active dès le stade C, l'organe X ayant son maximum d'action au début du stade D.

L'homogénéité des résultats, en ce qui concerne le comportement chromatique, la mue, la croissance et la calcification, fait envisager une activité plus générale de la sécrétion pédonculaire sur le métabolisme. Elle interviendrait à des taux différents, induisant des réactions métaboliques plus ou moins étendues et selon leur extension, et compte tenu des substances antagonistes, une réponse des chromatophores aux seuils les plus faibles ou une modification des coéfficients de croissance et du rythme des mues à des concentrations plus élevées. De cette manière, l'hormone du pédoncule oculaire pourrait limiter et régulariser l'action de la glande de mue Y dans les transformations du métabolisme au cours de la préparation à la mue : ceci expliquerait l'action simultanée ou à des stades très voisins, des deux principes antagonistes.

# BIBLIOGRAPHIE

Les ouvrages marqués d'un astérisque n'ont pu être consultés, mais ils figurent à toutes fins utiles dans cette liste qui se veut aussi exhaustive que possible.


ABELOOS, M. — 1949 — Croissance, morphogénèse et évolution. *Année biol. 25*, pp. 281-303.

ABELOOS, M. et FISCHER, E. — 1926 — Sur l'origine et les migrations des pigments caroténoïdes chez les Crustacés. *C.R. Soc. Biol. 95*, pp. 383-384.

ABELOOS, M. et FISCHER, E. — 1927 — Les pigments caroténoïdes chez les Crustacés. Sur l'origine des pigments de la carapace. *C.R. Soc. Biol. 96*, pp. 374-375.

ABRAMOWITZ, A.A. — 1937 — The chromatophoric hormone of Crustacea. Standardization, properties and physiology of the eyestalk glands. *Biol. Bull., 72*, pp. 344-365.

ABRAMOWITZ, A.A. — 1937 — The comparative physiology of pigmentary responses in the Crustacea. *J. exp. Zool. 76*, pp. 407-422.

ABRAMOWITZ, A.A. — 1939 — Color changes in animals. *Tab. biol. Junk. 17*, pp. 267-337.

ABRAMOWITZ, A.A. — 1940 — Purification of the chromatophoric hormone of the crustacean eyestalk. *J. Biol. Chem. 132*, pp. 501-506.

ABRAMOWITZ, A.A. et ABRAMOWITZ, R.K. — 1938 — On the specificity and related properties of the crustacean chromatophorotropic hormone. *Biol. Bull. 74*, pp. 278-296.

ABRAMOWITZ, A.A., HISAW, F.L. et PAPANDREA, D.N. — 1944 — The occurence of a diabetogenic factor in the eyestalks of crustaceans. *Biol. Bull., 86*, pp. 1-5.

ABRAMOWITZ, R.K. et ABRAMOWITZ, A.A. — 1939 — Moulting and viability after eyestalk removal in *Uca pugilator. Biol. Bull., 77*, pp. 326-327.

ABRAMOWITZ, R.K. et ABRAMOWITZ, A.A. — 1940 — Moulting growth and survival after eyestalk removal in *Uca pugilator. Biol. Bull., 78*, pp. 179-188.

BALLS, H. — 1940-1944 — Decapoda. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. *Bd 5 Abt. 1.*
*Buch 7 Lief 1.* 1940. pp. 1-160.
*Lief 2.* 1941. pp. 161-320.
*Lief 3-5.* 1944. pp. 321-669.

BAUCHAU, A.G. — 1948 — Intensité du métabolisme et glande sinusaire chez *Eriocheir sinensis H.M. Edwards. Ann. Soc. Biol. Belgique, 79*, pp. 73-86.

BAUCHAU, A.G. — 1948 — Phénomènes de croissance et glande sinusaire chez *Eriocheir sinensis H.M. Edwards. Ann. Soc. Biol. Belgique, 79*, pp. 125-131.

BAUCHAU, A.G. — 1949 — Growth and sinus glands in a crab. *Nature*, London, *164*, 4171, pp. 15-16.

BAUMBERGER, J.P. et OLMSTEDT, J.M.D. — 1928 — Changes in the osmotic pressure and water contents of the crabs during the molt cycle, *Physiol. Zool., 1*, pp. 531-544.

BEAUVALLET, M. et VEIL, C. — 1934 — Chromatophores de Poissons (*Carassius*) et de Crustacés (*Palaemon squilla*) *C.R. Soc. Biol. 117*, pp. 688-690.

BENNITT, R. — 1932 — Diurnal rythm in the proximal pigment cells of the crayfish retina. *Physiol. Zool. 5*, pp. 65-69.

BERNARD, F. — 1937 — Recherches sur la morphogénèse des yeux composés d'Arthropodes. Développement, croissance, réduction. *Bull. biol. France et Belgique. Suppl. 23*, pp. 1-162.

BLANC, M. et PLESSIS, Y. — 1951 — L'aquarium marin du Laboratoire des Pêches Coloniales du Muséum *Bull. Mus.* pp. 166-180.

BLISS, D.E. — 1951 — Metabolic effects of sinus gland or eyestalk removal in the land crab *Gecarcinus lateralis. Anat. Rec. 111*, 3, pp. 86-87.

BLISS, D.E. — 1953 — Endocrine control of metabolism in the land crab, *Gecarcinus lateralis* (*Fréminville*). I. Différences in the respiratory metabolism of sinusglandless and eyestalkless crabs. *Biol. Bull., 104*, 3, pp. 275-296.

BLISS, D.E. — 1953 — Night inhibition of regeneration and growth in the crab, *Gecarcinus lateralis. Anat. Rec. 120*, 3, pp. 742-743.

BLISS, D.E. — 1954 — Inhibition of regeneration and growth in *Gecarcinus lateralis* by prolonged exposure to constant darkness. *Anat. Rec. 120*, 5, p. 799.

BLISS, D.E. — 1955 — Neurosecretory materials of crustaceans and insects. *In «The hormones »*, (PINCUS, G. et THIMANN, K.V. *eds*), N.Y. Acad. Press, pp. 137-142.

BLISS, D.E. — 1956 — Neurosecretion and the control of growth in a decapod crustacean. *In « Wing strand,* KARL GEORG (*ed.*), BERTIL HANTRÖM, *zoological papers in honour of his 65th birthday »*, pp. 56-75.

BLISS, D.E. — 1959 — Factors controlling regeneration of legs and molting in land crabs. *In « Physiology of insect development »*, (CAMPBELL, FRANK L., *ed.*). *Chicago, Univ. Press*, pp. 131-144.

BLISS, D.F. — 1960 — Autotomy and regeneration. *In « The physiology of Crustacea »*, (WATERMAN, T.H., *ed.*). *N.Y. Acad. Press, 1*, pp. 561-589.

BLISS, D.E., DURAND J.B. et WELSH, J.H. — 1954 — Some decapod crustacean neurosecretory systems. *Pubbl. Staz. zool. Napoli. 24, Suppl.*, pp. 68-69.

BLISS, D.E., DURAND, J.B. et WELSH, J.H. — 1954 — Neurosecretory systems in decapod Crustacea. *Zeits. für Zellfors. 39*, pp. 520-536.

BLISSS, D.E. et WELSH, J.H. — 1952 — The neurosecretory system of brachyuran Crustacea. *Biol. Bull. 103, 2*, pp. 157-169.

BOWMANN, T.E. — 1949 — Mophological colour changes in the crayfish, *Amer. Nat. 76*, pp. 332-336.

BOWMANN, T.E. — 1949 — Chromatophorotropins in the central nervous organs of the crab *Hemigrapsus oregonensis, Biol. Bull. 96*, pp. 238-245.

BROWN, F.A. JR. — 1933 — The controlling mechanism of chromatophores in *Palaemonetes. Proc. nat. Acad. Sci. Washington, 19*, pp. 327-329.

BROWN, F.A. JR. — 1934 — The chemical nature of the pigments and the transformation responsible for color changes in *Palaemonetes. Biol. Bull., 67*, pp. 365-380.

BROWN, F.A. JR. — 1935 — Color changes in *Palaemonetes*. *J. Morphol. Philadelphia, 57,* pp. 317-333.

BROWN, F.A. JR. — 1935 — Control of pigment migration within the chromatophores of *Palaemonetes vulgaris*. *J. exp. Zool. Philadelphia, 71,* pp. 1-15.

BROWN, F.A. JR. — 1938 — An internal secretion affecting viability in crustaceans. *Proc. nat. Acad. Sci. Washington, 19,* pp. 327-329.

BROWN, F.A. JR. — 1938 — A hormone affecting viability in crustaceans. *Anat. Rec. 72, suppl.,* p. 116.

BROWN, F.A. JR. — 1939 — The source of chromatophorotropic hormone in crustacean eyestalk. *Biol. Bull., 77,* p. 329.

BROWN, F.A. JR. — 1939 — Humoral control of crustacean chromatophores. *Amer. Nat. 73,* pp. 247-255.

BROWN, F.A. JR. — 1939 — The coloration and colour changes of the gulf weed shrimp, *Latreutes fucorum*. *Amer. Nat. 73,* pp. 564-568.

BROWN, F.A. JR. — 1939 — Background selection in crayfishes. *Ecology, 20,* pp. 507-516.

BROWN, F.A. JR. — 1939 — Extrachromatophorotropic activities of the sinus gland extract of *Palaemonetes vulgaris*. *Anat. Rec. 73, suppl.* p. 129.

BROWN, F.A. JR. — 1940 — The crustacean sinus gland and chromatophore activation. *Physiol. Zool. 13,* pp. 343-355.

BROWN, F.A. JR. — 1941 — A summary of our knowledge of endocrin mechanism in Crustacea. *Trans. Illinois. St. Acad. Sci. 34,* pp. 24-28.

BROWN, F.A. JR. — 1942 — Sinus gland extirpation in the crayfish without eyestalk removal. *Proc. Soc. exp. Biol. 50,* pp. 295-297.

BROWN, F.A. JR. — 1944 — Hormones in the crustacea, their sources and activities. *Quart. Rev. Biol. 19, 1,* pp. 32-46, 19, 2, pp. 118-143.

BROWN, F.A. JR. — 1946 — The source and activity of *Crago* darkening hormone. *Physiol. Zool. 19,* pp. 215-223.

BROWN, F.A. JR. — 1946 — Endocrine activity of the tritocerebral commissure of *Crago* (Crustacea). *Anat. Rec. 94,* p. 405.

BROWN, F.A. JR. — 1948 — Hormones in crustaceans. In « *The Hormones* » (G. PINCUS et K. THIMANN, *eds.*) *N.Y. Acad. Press,* pp. 159-200.

BROWN, F.A. JR. — 1948 — Color changes in the stomatopod crustacean *Chloridella empusa*. *Anat. Rec. 101,* p. 732.

BROWN, F.A. JR. — 1948 — The influence of illumination on the chromatophore system of *Palaemonetes vulgaris*. *Anat. Rec. 101,* p. 733.

BROWN, F.A. JR. — 1949 — The mecanism of color changes in crustaceans. *Collect. Net. 19,* pp. 8-12.

BROWN, F.A. JR. — 1950 — Studies on the physiology of *Uca* red chromatophores. *Biol. Bull., 98,* pp. 218-226.

BROWN, F.A. JR. — 1951 — Regulation of distal retinal pigment cells in the crustacean compound eye. *Anat. Rec. 111,* p. 442.

BROWN, F.A. JR. — 1952 — Hormones in crustaceans. In « *The action of hormones in Plants and Invertebrates* » (THIMAN, K.V., *ed*). *N.Y. Acad. Press,* pp. 171-224.

BROWN, F.A. JR. — 1961 — Physiological rythms. In « *The Physiology of Crustacea* », (WATERMAN, T.H., *ed*). *N.Y. Acad. Press, 2,* pp. 401-430.

BROWN, F.A. JR. et CUNNINGHAM, O. — 1939 — Influence of the sinus gland of crustaceans on normal viability and ecdysis. *Biol. Bull. 77,* pp. 104-114.

BROWN, F.A. JR. et EDERSTROM, H.E. — 1940 — Dual control of certain black chromatophores of *Crangon*. *J. exp. Zool. 85,* pp. 53-69.

BROWN, F.A. JR., EDERSTROM, H.E. et SCUDAMORE, H.H. — 1939 — Sinusglandectomy in crustaceans without blinding. *Anat. Rec. 75, suppl.,* pp. 129-130.

BROWN, F.A. JR. et FINGERMAN, M. — 1951 — Differenciation of black and red dispersing factors from the brain of the fiddler crab, *Uca*. *Fed. Proc. 10,* pp. 20-21.

BROWN, F.A. JR., FINGERMAN, M. et HINES, M.N. — 1951 — Hormones controlling the distal retinal pigment of *Palaemonetes vulgaris*. *Biol. Bull. 101,* p. 217.

BROWN, F.A. JR., FINGERMAN, M. et HINES, M.N. — 1952 — Alterations in the capacity for light end dark adaptation of the distal retinal pigment of *Palaemonetes*. *Physiol. Zool. 25,* pp. 230-239.

BROWN, F.A. JR., FINGERMAN, M. et HINES, M.N. — 1953 — Persisting modifications of the diurnal chromatophore rythm of *Uca pugnax* by altering periods of light of different intensities. *Anat. Rec. 117,* p. 634.

BROWN, F.A. JR. FINGERMAN, M., SANDEEN, M.I. et WEBB, H.M. — 1953 — Persistent diurnal and tidal rythms of color change in fiddler crab, *Uca pughax*. *J. exp. Zool. 123,* pp. 29-60.

BROWN, F.A. JR., GUYSELMAN, J.B. et SANDEEN, M.I. — 1949 — Black chromatophores of *Uca* as independant effectors. *Anat. Rec. 105,* p. 615.

BROWN, F.A. JR. et HINES, M.N. — 1952 — Modifications in the diurnal pigmentary rythm of *Uca* effected by continuous illumination. *Physiol. Zool. 25,* pp. 56-70.

BROWN, F.A. JR., HINES, M.N. et FINGERMAN, M. — 1952 — Hormonal regulation of the distal retinal pigment of *Palaemonetes*. *Biol. Bull., 102,* pp. 212-225.

BROWN, F.A. JR. et KLOTZ, I.M. — 1947 — Separation of two mutually antagonistic chromatophorotropins from the tritocerebral commissure of *Crago*. *Proc. Soc. exp. Biol. 64,* pp. 310-313.

BROWN, F.A. JR. et MEGLITSCH, A. — 1940 — Comparison of the chromatophorotropic activity of insect *corpora cardiaca* with that of crustacean sinus glands. *Bull. Biol. 79,* pp. 409-418.

BROWN, F.A. JR. et SAIGH, L.M. — 1942 — The comparative distribution ot two chromatophorotropic hormones (CDH and CBLH) in crustacean systems. *Anat. Rec. 94,* p. 404.

BROWN, F.A. JR. et SANDEEN, M. — 1946 — An influence of light intensity upon responses to hormones of chromotophores of eyestalkless *Uca*. *Anat. Rec. 96,* p. 179.

BROWN, F.A. JR. et SANDEEN, M. — 1947 — Responses of the chromatophore system of *Uca* to light and background. *Anat. Rec. 99,* p. 675.

BROWN, F.A. JR. et SANDEEN, M. — 1948 — Responses of the chromatophores of the fiddler crab, *Uca*, to light and temperature. *Physiol. Zool. 21,* pp. 361-371.

BROWN, F.A. JR., SANDEEN, M. et RALPH, C.L. — 1954 — The primary lunar rythm of $O_2$ consumption in the fiddler crab. *Biol. Bull., 107,* p. 306.

BROWN, F.A. JR., SANDEEN, M. et WEBB, H.M. — 1948 — The influence of illumination on the chromatophores system of *Palaemonetes vulgaris*. *Anat. Rec. 101,* p. 733.

BROWN, F.A. JR., SANDEEN, M. et WEBB, H.M. — 1951 — Dual control of *Palaemonetes* red chromatophores. *Anat. Rec. 111,* p. 153.

BROWN, F.A. JR. et SCUDAMORE, H.H. — 1939 — Comparative effects of sinus gland extracts of different crustaceans on two chromatophore types. *Biol. Bull. 77*, p. 329.

BROWN, F.A. JR. et SCUDAMORE, H.H. — 1940 — Differentiation of two principles from the crustacean sinus gland. *J. cell. comp. Physiol. 15*, pp. 103-119.

BROWN, F.A. JR. et STEPHENS, G.C. — 1951 — Studies of the daily rhythmicity of the fiddler crab, *Uca*. modifications by photoperiod. *Biol. Bull. 101*, pp. 71-83.

BROWN, F.A. JR. et WEBB, H.M. — 1947 — Influence of temperature upon the diurnal rythm of the black and white chromatophores of the fiddler crab, *Uca*. *Anat. Rec. 99*, p. 674.

BROWN, F.A. JR. et WEBB, H.M. — 1948 — Inhibition by temperature on the mechanism underlying the diurnal rythm in the chromatophore system of the fiddler crab, *Uca*. *Anat. Rec. 101*, p. 733.

BROWN, F.A. JR., WEBB, H.M. et GUYSELMAN, J.B. — 1949 — A persistent rythmicity in *Uca* red chromatophores. *Anat. Rec. 105*, p. 286.

BROWN, F.A. JR., WEBB, H.M. et SANDEEN, M.I. — 1951 — controlled diffential production of two hormones regulating distal retinal pigment of *Palaemonetes* by light flashes. *Anat. Rec. 111*, p. 153.

BROWN, F.A. JR., WEBB, H.M. et SANDEEN, M.I. — 1952 — The action of two hormones regulating the red chromaphores of *Palaemonetes*. *J. exp. Zool. 120*, pp. 391-420.

BROWN, F.A. JR., WEBB, H.M. et SANDEEN, M.I. — 1953 — Differential production of two retinal pigment hormones *in Palaemonetes* by light flashes. *J. cellul. comp. Physiol. 41*, pp. 123-144.

BROWN, F.A. JR., WEBB, H.M. et SANDEEN, M.I. — 1953 — Persistent diurnal and tidal rythms of color change in the fiddler crab, *Uca pugnax*. *J. exp. Zool. 123*, pp. 29-60.

BROWN, F.A. JR. et WULFF, V.J. — 1941 — Upon the presence of more than one chromatophorotropic substance in both sinus glands and commissural ganglia. *Bull. Mt. Desert. Isl. biol. Lab.* pp. 27-28.

BROWN, F.A. JR. et WULFF, V.J. — 1941 — Chromatophore types in *Crago* and their endocrine control. *J. cell. comp. Physiol. 18*, pp. 339-353.

BUDDENBROCK, W. VON — 1945 — Physiologie der Decapoden. *Bronns Klas. und Ordn. des Tierr. Leipzig, Bd. 5, Abt. 1, B. 7, Lief 7*, pp. 963-1006.

BUDDENBROCK, W. VON — 1946 — Decapoda, Physiologie. *Bronns Klas. und Ordn. des Tierr. Bd. 5. Abt. 1, B. 7, Lief 6.*

BUSNEL, R.G. et DRILHON, A. — 1948 — Sur les pigments flaviniques et ptériniques des Crustacés. *Bull. Soc. Zool. France, 73*, pp. 141-185.

CARLISLE, D.B. — 1953 — Studies on *Lysmata seticaudata Risso* (Crustacea Decapoda). III. On the activity of the moult accelerating principle when administered by the oral route. *Pubb. Staz. zool. Napoli. 24*, pp. 279-285.

CARLISLE, D.B. — 1953 — Studies on *Lysmata seticaudata Risso* (Crustacea Decapoda). IV. On the site of origin of the moult accelerating principle. Experimental evidence. *Pubb. Staz. zool. Napoli. 24*, pp. 285-292.

CARLISLE, D.B. — 1953 — Studies on *Lysmata seticaudata Risso* (Crustacea Decapoda). VI. Notes on the structure of the neurosecretory system of the eyestalk. *Pubb. Stas. zool. Napoli. 24*, pp. 434-446.

CARLISLE, D.B. — 1953 — Moulting hormones in *Leander* Crustacea Decapoda). *J. mar. biol. Ass. U.K., 32*, pp. 289-296.

CARLISLE, D.B. — 1954 — On the hormonal inhibition of moulting in decapod crustacea. *J. mar. biol. Ass. U.K., 33*, pp. 61-63.

CARLISLE, D.B. — 1955 — On the hormonal control of water balance in *Carcinus*. *Pubbl. Staz. zool. Napoli, 27*, pp. 227-231.

CARLISLE, D.B. — 1955 — Local variations in the colour pattern of the prawn *Leander serratus* (*Pennant*). *J. mar. biol. Ass. U.K., 34*, pp. 559-563.

CARLISLE, D.B. — 1957 — On the hormonal inhibition of moulting in decapod crustacea. II. The terminal anacdysis in crabs. *J. mar. biol. Ass. U.K., 36*, pp. 291-307.

CARLISLE, D.B. — 1959 — Moulting hormones in *Palaemon* (*Leander*) *serratus* (Crustacea decapoda). *J. mar. biol. Ass. U.K., 38*, pp. 351-359.

CARLISLE, D.B. — 1960 — Moulting cycles in crustacea. *Symp. zool. Soc., Lond. 2*, pp. 109-120.

CARLISLE, D.B. et DOHRN, P.F. — 1952 — Sulla presenza di un ormone d'accroscimento in un crostacea decapode, la *lysmata seticaudata Risso*. *Ri. Sci. Torino, 23*, pp. 96-100.

CARLISLE, D.B. et DOHRN, P.F. — 1953 — Studies on *Lysmata seticaudata Risso* (Crustacea Decapoda). II. Experimental evidence for a growth and moult accelerating factor obtainable from eyestalks. *Pubbl. Staz. zool. Napoli, 24*, pp. 69-83.

CARLSLE, D.B., DUPONT-RAABE, M. et KNOWLES, F.G.W. — 1959 — Recherches préliminaires relatives à la séparation et à la comparaison des substances chromactives des Crustacés et des Insectes. *C.R. Ac. Sc. Paris, 240*, pp. 665-667.

CARLISLE, D.B. et KNOWLES, F.G.W. — 1953 — Neurohaemal organs in crustaceans. *Nature, 172*, p. 404.

CARLISLE, D.B. et KNOWLES, F.G.W. — 1959 — Endocrine control in Crustacea. *Cambridge Univ. Press, Lond. et N.Y.*, 150 p.

CARLISLE, D.B. et PASSANO, L.M. — 1953 — The X-organ of crustacea. *Nature, 171*, pp. 1070-1071.

CARLSON, S.P. — 1936 — Colour changes of Brachyura crustaceans, especially in *Uca pugilator*. *K. fysiogr. Sallsk. Lund Förh., 6*, pp. 1-18.

CARSTAM, S.P. — 1948 — Colour change and colour hormones in Crustaceans. *Bull. Biol. Fr. et Belg., suppl. 33*, pp. 139-148.

CASTLE, E.S. — 1927 — The interrelation of the eyes of *Palaemonetes* as concerne retinal pigment migration. *Proc. nat. Acad. Sci. Wash., 13*, pp. 637-639.

CHASSARD, C. — 1958 — Adaptation chromatique et cycle d'intermue chez *Leander squilla* (Crustacé décapode) *C. Ac. Sci. Paris, 247*, pp. 1039-1042.

CHASSARD, C. — 1961 — Effets chromatiques de l'ablation des pédoncules oculaires chez *Hippolyte varians Leach. CR. Ac. Sci. Paris, 253*, p. 3076.

CHASSARD, C. — 1962 — Changements de couleur morphologiques chez *Leander serratus*. *C.R. Ac. Sci. Paris. 255*, pp. 3477-3479.

CHASSARD, C. — 1963 — Effets chromatiques à long terme de l'ablation des pédoncules oculaires chez *Leander serratus* (Crustacé décapode). *C.R. Ac. Sci. Paris. 256*, pp. 5630-5633.

* CHICEWICZ, M. — 1950 — The effect of coloured light on the physiological state of chromatophores in the

shrimp *Crangon crangon*. *C.R. math. nat. Acad. pol.*, pp. 12-13.

*Chicewicz, M. — 1951 — The effect of different colours of light on the physiological state of the chromatophores in the shrimp *Crangon crangon L. Bull. int. Acad. cl. math. nat. 311*, pp. 81-96.

Congdon, E.D. — 1907 — The effect of temperature on the migration of the retinal pigment in decapod crustaceans. *J. exp. Zool. 4*, pp. 539-548.

Dahl, E. — 1957 — Embryology of X-organs in *Crangon allmani*. *Nature, 179*, p. 482.

Dall, W. — 1964 — Studies on the physiology of a shrimp Metapenaeus. *Austr. J. of mar. and Freshwater Research, 16*, pp. 1-12.

Damboviceanu, A. — 1930 — Métabolisme du calcium chez *Astacus fluviatilis*. *C.R. Soc. Biol. Paris, 105*, pp. 913-914.

Darby, H.H. — 1938 — Moulting in the crustacean, *Crangon armillatus*. *Anat. Rec. 72, suppl.*, p. 78.

Day, E.C. — 1911 — The effect of colored light on pigment migration in the eye of the crayfish. *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard, 53*, pp. 305-343.

Debaisieux, P. — 1944 — Les yeux des Crustacés, structure, développement, réactions à l'éclairement. *Cellule, Louvain, 50*, pp. 5-122.

Degner, E. — 1912 — Ueber Bau und Funktion der Krusterchromatophoren. Eine histologische biologische Untersuchung. *Z. wiss. Zool. 102*, pp. 1-78.

Degner, E. — 1912 — Weitere Beitrage zur Kenntniss der Crustaceenchromatophoren. *Z. wiss. Zool. 102*, pp. 701-710

Demeusy, N. — 1953 — Comparaison biologique de deux populations de *Carcinus mœnas* (*Pennant*) : mue de puberté. *C.R. Ac. Sci. Paris, 236*, pp. 1203-1205.

Demeusy, N. — 1959 — Pédoncules oculaires, glande de mue et appareil génital chez *Carcinus mœnas*. *L. C.R. Ac. Sci. Paris, 248*, pp. 2652-2655.

Drach, P. — 1935 — Aperçu sur les modifications subies par le squelette avant la mue chez les crustacés décapodes. *C.R. Ac. Sci. Paris, 201*, pp. 157-159.

Drach, P. — 1935 — Phénomènes de résorption dans l'endosquelette des Décapodes Brachyoures au cours de la période qui précède la mue. *C.R. Acad. Sci. Paris, 201*, pp. 1424-1426.

Drach, P. — 1936 — L'eau absorbée au cours de l'exuviation, donnée fondamentale pour l'étude physiologique de la mue. Définitions et déterminations quantitatives. *C.R. Ac. Sci. Paris, 202*, pp. 1817-1819.

Drach, P. — 1936 — Le cycle parcouru entre deux mues et ses principales étapes chez *Cancer pagurus*. *C.R. Ac. Sci. Paris, 202*, pp. 2103-2105.

Drach, P. — 1936 — Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés décapodes. *Ann. Inst. Océanog. Monaco (Paris) N.S. 19*, pp. 103-391.

Drach, P. — 1937 — Généralités sur le développement des textures cristallines dans le squelette tégumentaire des décapodes brachyoures. *C.R. Ac. Sci. Paris, 205*, pp. 249-251.

Drach, P. — 1937 — Morphogénèse de la mosaïque cristalline externe dans le squelette tégumentaire des décapodes brachyoures. *C.R. Ac. Sci. Paris, 205*, pp. 1173-1176.

Drach, P. — 1937 — L'origine du calcaire dans le squelette des Crustacés décapodes. *C.R. Ac. Sci. Paris, 205*, pp. 1441-1443.

Drach, P. 1939 — Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés décapodes. *Ann. Inst. Océanog. Monaco (Paris) N.S. 19*, pp. 103-391.

Drach, P. — 1944 — Etude préliminaire sur le cycle d'intermue et son conditionnement hormonal chez *Leander serratus* (*Pennant*). *Bull. biol. Fr. et Belg. 78*, pp. 40-62.

Drach, P. — 1947 — Principales données sur les relations entre la glande du sinus, la mue, et le métabolisme des Crustacés décapodes. *Bull. biol. Fr. et Belg. Suppl. 33*, pp. 164-173.

Drach, P. — 1947 — Lumière, glande du sinus, et vitesse de parcours des intermues chez *Leander serratus* (*Pennant*). *C.R. Ac. Sci. Paris, 225*, pp. 1376-1378.

Drach, P. — 1948 — Rapport général sur l'endocrinologie des Crustacés. *Bull. biol. Fr. et Belg. Suppl. 33*, pp. 177-181.

Drach, P. — 1949 — Périodes de mue chez un Crustacé à croissance lente (*Xantho floridus Montagu*) dans le district septentrional de son aire de répartition. *C.R. Ac. Sci. Paris, 228*, pp. 128-130.

Drach, P. — 1955 — Système endocrinien pédonculaire, durée d'intermue et vitellogénèse chez *Leander serratus* (*Pennant*). *C.R. Soc. Biol. 149*, pp. 2079-2083.

Drach, P. et Gabe, M. — 1960 — Diversité structurale de l'organe X (*pars distalis*) chez les Crustacés décapodes. *Bull. Soc. Zool. Fr. 85*, p. 199.

Drach, P. et Gabe, M. — 1960 — Existence dans la *pars distalis* de l'organe X des Crustacés décapodes d'une glande élaborant des muccopolysaccharides acides. *C.R. Ac. Sci. Paris, 250*, pp. 3886-3887.

Drach, P. et Gabe, M. — 1962 — Evolution cyclique de la neurosécrétion de l'organe X des Caridides au cours de l'intermue. *C.R. Ac. Sci. Paris, 254*, pp. 165-167.

Drach, P. et Lafon, M. — 1942 — Etudes biochimiques sur le squelette intégumentaire des Décapodes Brachyoures. Variations au cours du cycle d'intermue. *Arch. Zool. exp. et génér. 82*, pp. 100-118.

Drach, P. et Teissier, G. — 1939 — Mue et protidémie chez les crabes. *C.R. Soc. Biol. 131*, pp. 1199-1201.

Drilhon, A. — 1933 — Le glucose et la mue des Crustacés. *C.R. Ac. Sci. Paris, 196*, pp. 506-508.

Drilhon, A. — 1933 — Le phosphore et la mue des Crustacés. *C.R. Ac. Sci. Paris, 196*, pp. 725-726.

Drilhon, A. — 1934 — Sur la régulation de la concentration minérale du milieu chez quelques crustacés et leur adaptation aux changements de salinité. *C.R. Ac. Sci. Paris, 198*, pp. 1079-1081.

Drilhon, A. — 1935 — Le calcium et la mue chez les Crustacés Brachyoures. *C.R. Ac. Sci. Paris, 200*, pp. 858-859.

Drilhon, A. — 1935 — Etude biochimique de la mue chez les Crustacés Brachyoures (*Maia squinado*). *Ann. Physiol. Physicochim. Biol. 11*, pp. 301-326.

Drilhon, A. — 1935 — Influence des variations de salinité sur la réserve alcaline du sang des Crustacés. *C.R. Soc. Biol. Paris, 118*, pp. 770-771.

Drilhon, A. — 1935 — La réserve alcaline, le pH et la mue des Crustacés Brachyoures. *C.R. Ac. Sci. Paris, 200*, pp. 1150-1152.

Dupont-Raabe, M. — 1952 — Substances chromactives des Crustacés et des Insectes. Activité réciproque, répartition, différences qualitatives. *Arch. Zool. exp. et gen. 89*, pp. 102-112.

DUPONT-RAABE, M. — 1957 — Les mécanismes de l'adaptation chromatique chez les Insectes. *Arch. Zool. exp. et gen. 94*, pp. 61-294.

DURAND, J.B. — 1956 — Neurosecretory cell-types and their secretory activies in the crayfish. *Biol. Bull., 111*, pp. 62-76.

DUVAL, M. — 1925 — Recherches physicochimiques et physiologiques sur le milieu intérieur des animaux aquatiques. Modifications sous l'influence du milieu extérieur. *Ann. Inst. océanog. Paris, N.S. 2*, pp. 233-407.

EDMAN, P., FÄNGE, R. et OSTLUND, E. — 1958 — Isolation of the red pigment concentrating hormone of the crustacean eyestalk. *In « Zweites Intern. Symp. uber Neurosek. »* (BARGMAN, V., HANSTRÖM, B. et SCHARRER, E., *eds.*), pp. 119-123.

ECHALIER, G. — 1954 — Recherches expérimentales sur le rôle de l'organe Y dans la mue de *Carcinus mœnas* (*L.*) Crustacé décapode. *C.R. Ac. Sci. Paris, 238*, pp. 523-525.

ECHALIER, G. — 1955. — Rôle de l'organe Y dans le déterminisme de la mue de *Carcinides* (*Carcinus mœnas* (*L.*) Crustacé décapode ; expériences d'implantations. *C.R. Ac. Sci. Paris, 240*, pp. 1581-1583.

ECHALIER, G. — 1956 — Effets de l'ablation et de la greffe de l'organe Y sur la mue de *Carcinides mœnas* (*L.*), Crustacé décapode. *Ann. Sci. nat. Zool. et Biol. an. 18*, pp. 153-154.

ECHALIER, G. — 1959 — L'organe Y et le déterminisme de la croissance et de la mue chez *Carcinides mœnas* (*L.*), Crustacé décapode. *Thèse Fac. Sc. Paris.*

EDWARDS, G.A. — 1950 — The influence of eyestalk removal on the metabolism of the fiddler crab. *Physiol. comp. Oecol. 2*, pp. 34-50.

ENAMI, M. — 1951 — The source and activities of two chromatophorotropic hormones in crabs of the genus *Sesarma*. I. Experimental Analyses. *Biol. Bull. 100*, pp. 28-43.

ENAMI, M. — 1951 — The source and activities of two chromatophorotropic hormones in crabs of the genus *Sesarma*. II. Histology of incretory elements. *Biol. Bull. 101*, pp. 241-258.

FABRE, R. et LEDERER, E. — 1953 — Note sur la présence de l'astacine chez les Crustacés. *C.R. Soc. Biol. 113*, pp. 344-346.

FAGE, L. — 1935 — Remarques sur la mue des Crustacés. *Arch. Mus. Paris, 6*, pp. 363-375.

FÄNGE, R. et OSTLUND, E. — 1962 — Biological effects of a crustacean eyestalk substance. *Gen. and comp. Endocrin.*

FINGERMAN, M. — 1955 — Persistent daily and tidal rhythms of color changes in *Callinectes sapidus*. *Biol. Bull. 109*, pp. 255-264.

FINGERMAN, M. — 1956 — Phase difference in the tidal rhythms of color changes in two species of fiddler crabs. *Biol. Bull. 110*, pp. 274-290.

FINGERMAN, M. — 1957 — Physiology of the red and white chromatophores of the dwarf crayfish *Cambarellus shufeldtii*. *Physiol. Zool. 30*, pp. 142-154.

FINGERMAN, M. — 1957 — Endocrine control of red and white chromatophores of the dwarf crayfish, *Cambarellus shufeldtii*. *Tulane Univ. Zool. 5*, pp. 137-148.

FINGERMAN, M. — 1958 — The chromatophore system of the crawfish *Orconectes clypeatus*. *Amer. Midl. nat. 60*, pp. 71-83.

FINGERMAN, M. — 1958 — Further investigations of the chromatophore system of the crayfishes *Orconectes clypeatus* et *Cambarellus shufeldtii*. *Anat. Rec. 132*, pp. 436-437.

FINGERMAN, M. — 1959 — Comparison of the chromatophorotropins of two crayfishes with special reference to electrophoretic behavior. *Tulane stud. Zool. 7*, pp. 21-30.

FINGERMAN, M. — 1959 — The relationship between chromatophorotropins and neurosecretory granules in the dwarf crayfish *Cambarellus shufeldtii*. *Anat. Rec. 134*, pp. 562-563.

FINGERMAN, M. — 1960 — Tidal rythmicity in marine organisms. *Cold Spring Harbor. Symp. on quant. Biol. 25*, pp. 481-489.

FINGERMAN, M. — 1961 — Control of pigmentary effectors. *Ass. Southeast. Biol. Bull. 8*, pp. 45-46.

FINGERMAN, M. et AOTO, T. — 1958 — Electrophoretic analysis of chromatophorotropins in the dwarf crayfish *Cambarellus shufeldti*. *J. exp. Zool. 338*, pp. 25-50.

FINGERMAN, M. et AOTO, T. — 1958 — Chromatophorotropins in the crawfish *Orconectes clypeatus* and their relationship to long term background adaptation. *Physiol. Zool. 31*, pp. 193-208.

FINGERMAN, M. et AOTO, T. — 1959 — The neurosecretory system of the dwarf crayfish *Cambarellus shufeldtii* revealed by electron and light microscopy. *Transact. of amer. micros. Soc. 78*, pp. 305-317.

FINGERMAN, M. et LOWE, M. — 1957 — Hormones controlling the chromatophores of the dwarf crawfish *Cambarellus shufeldti* : their secretion, stability and separation by filter paper electrophoresis. *Tul. stud. Zool. 5*, pp. 151-171.

FINGERMAN, M. et LOWE, M. — 1957 — Influence of time on background upon the chromatophore systems of two crustaceans. *Physiol. Zool. 30*, pp. 216-231.

FINGERMAN, M. et LOWE, M. — 1958 — Stability of the chromatophorotropins of the dwarf crayfish, *Cambarellus shufeldti* and their effets on another crayfish. *Biol. Bull., 114*, pp. 317-333.

FINGERMAN, M., LOWE, M. et MOBBERLY, W.C. — 1958 — Environmental factors involved in setting the phases of tidal rhythm of color changes in the fiddler crabs *Uca pugilator* and *Uca minax*. *Lim. and Ocean. 3*, pp. 271-283.

FINGERMAN, M., LOWE, M. et SUNDARARAJ, B. — 1958 — Distal retinal pigment dark adapting hormone in the crayfish *Orconectes clypeatus*. *Anat. Rec. 132*, p. 436.

FINGERMAN, M., LOWE, M. et SUNDARARAJ, B. — 1958 — Direct evidence for a distal retinal pigment dark adapting hormone in *Palaemonetes vulgaris*. *Biol. Bull., 115*, p. 351.

FINGERMAN, H., LOWE, M. et SUNDARARAJ, B. — 1959 — Hormones controlling the distal retinal pigment of the crayfish *Orconectes clypeatus*. *Am. midl. nat. 62*, pp. 167-173.

FINGERMAN, M. LOWE, M. et SUNDARARAJ, B. — 1959 — Dark adapting and light adapting hormones controlling the distal retinal pigment of the prawn *Palaemonetes vulgaris*. *Biol. Bull., 116*, pp. 30-36.

FINGERMAN, M., MITYAWAKI, M. et OGURO, C. — 1962 — Influences of osmotic pressure and cations on the response of melanophores in the fiddler crab, *Uca pugnax*, to sinus gland extracts. *Amer. Zool. 2*. p. 335.

FINGERMAN, M. et MOBBERLY, W.C. — 1960 — Trophic substances in a blind crayfish. *Science, 132*, pp. 44-45

FINGERMAN, M. et MOBBERLY, W.C. — 1960 — Investigations of the hormones controlling the distal retinal

pigment of the prawn *Palaemonetes. Biol. Bull., 138,* pp. 396-406.

FINGERMAN, M. et NAGABHUSHANAM, R. — 1961 — Proximal retinal pigment dark-adapting hormone in the eyestalk of the dwarf crayfish, *Cambarellus shufeldti. Amer. Zool. 1,* p. 195.

FINGERMAN, M. et NAGABHUSHANAM, R. — 1963 — Proximal retinal pigment responses and their relationship to total photomechanical adaptation in the dwarf crayfish, *Cambarellus shufeldti. Tul. stud. Zool. 10,* pp. 49-56.

FINGERMAN, M., NAGABHUSHANAM, R. et PHILPOTT, L. — 1960 — The influences of light and endocrines on the chromatophores of the mud shrimp *Upogebia affinis. Biol. Bull., 119,* pp. 314-315.

FINGERMAN, M., NAGABHUSHANAM, R. et PHILPOTT, L. — 1960 — Responses of the melanophores of the grapsoid crab *Sesarma reticulatum* to light and temperature. *Biol. Bull., 119,* p. 315.

FINGERMAN, M., NAGABHUSHANAM, R. et PHILPOTT, L. — 1961 — Physiology of the melanophores in the crab *Sesarma reticulatum. Biol. Bull., 120,* pp. 337-347.

FINGERMAN, M., NAGABHUSHANAM, R. et PHILPOTT, L. — 1961 — Evidence for endocrine regulation of the proximal retinal pigment of the prawn, *Palaemonetes vulgaris,* based on alteration rates of dark adaptation. *Amer. Zool. 1,* p. 196.

FINGERMAN, M., NAGABHUSHANAM, R. et PHILPOTT, L. — 1962 — Photomechanical responses of the proximal pigment in Palaemonetes and *Orconectes. Biol. Bull. 123,* pp. 121-131.

FINGERMAN, M. et OGURO, C. — 1962 — Alteration in the number of active neurosecretory cells in the eyestalk of the crayfish, *Orconectes clypeatus,* maintained in darkness. *Amer. Zool. 2,* p. 283.

FINGERMAN, M. et OGURO, C. — 1963 — Chromatophore control and neurosecretion in the mud shrimp, *Upogebia affinis. Biol. Bull., 124,* pp. 24-30.

FINGERMAN, M., OGURO, C et MIYAWAKI, M. — 1962 — Analyses of dosage responses curves obtained with sinus gland extracts in the fiddler crab, *Uca pugnax. Amer. Zool. 2,* p. 336.

FINGERMAN, M., SANDEEN, M. et LOWE, M. — 1958 — Influence of long term background adaptation on the lability of chromatophores and the sources of chromatophorotropins in *Palaemonetes vulgaris. Biol. Bull., 115,* pp. 351-352.

FINGERMAN, M., SANDEEN, M. et LOWE, M. — 1959 — Experimental analysis of the red chromatophore system of the prawn *Palaemonetes vulgaris. Physiol. Zool. 32,* pp. 128-149.

FINGERMAN, M., SANDEEN, M. et MOBBERLY, W.C. — 1960 — Hormonal regulation of the distal retinal pigment of Crustaceans with special reference to the shrimp *Crangon septemspinosus. Physiol. Zool. 33,* pp. 260-270.

FINGERMAN, M., SUNDARARAJ, B. et SANDEEN, M. — 1958 — Further studies on the chromatophorotropins of *Palaemonetes vulgaris. Biol. Bull., 115,* p. 352.

FINGERMAN, M. et TINKLE, D.W. — 1956 — Responses of the white chromatophores of two species of prawns (*Palaemonetes*) to light and temperature. *Biol. Bull. 110,* pp. 144-152.

FINGERMAN, M. et WHITSELL, J.S. — 1956 — Background responses of the red and white chromatophores of the dwarf crawfish, *Cambarellus shufeldti. Anat. Rec. 125,* p. 637.

FISCHER, E. — 1927 — Sur les fonctions de l'hépatopancréas chez les Crustacés ; les pigments d'excrétion. *C.R. Soc. Biol. 96,* pp. 850-852.

FISCHER, E. — 1927 — Sur l'origine des pigments caroténoides du foie des Crustacés décapodes. *C.R. Soc. Biol. 97,* pp. 1459-1461.

* FLORY, E. — 1952 — Untersuchungen uber die Natur der Farbwechselhormone der Crustaceen. *Biol. Zbl. 71,* pp. 499-511.

FRANZ, V. — 1910 — Zur Struktur der Chromatophoren bei Crustaceen. *Biol. cblt. 30,* pp. 424-430.

FRÖHLICH, A. — 1910 — Farbwechsel Reaktionen bei *Palaemon. Arch. Entro. Mech. 29,* pp. 432-438.

FUCHS, R.F. — 1913 — Der Farbwechsel und die chromatische Hautfunktion der Tiere. IV. A. Crustaceen, *In « Wintersteins Hdb. vergl. Physiol. » 3,* pp. 1285-1368.

GABE, M. — 1952 — Particularités histochimiques de l'organe de Hanström (organe X) et de la glande du sinus chez quelques crustacés décapodes. *C.R. Ac. Sci. Paris, 235,* pp. 90-92.

GABE, M. — 1953 — Quelques acquisitions récentes sur les glandes endocrines des Arthropodes. *Experientia, 9,* pp. 352-356.

GABE, M. — 1953 — Sur l'existence chez quelques crustacés Malacostracés d'un organe comparable à la glande de mue des Insectes. *C.R. Ac. Sci. Paris, 237,* pp. 1111-1113.

GABE, M. — 1954 — Particularités morphologiques de l'organe Y (glande de mue) des Crustacés Malacostracés. *Bull. Soc. Zool. France, 79,* pp. 166.

GABE, M. — 1954 — La neurosécrétion chez les Invertébrés. *Ann. Biol. 30,* pp. 5-62.

GABE, M. — 1956 — Histologie comparée de la glande de mue (organe Y) des Crustacés Malacostracés. *Ann. Sc. Nat. (Zool), ser. 11, 18,* pp. 145-152.

GAMBLE, F.W. — 1899 — The power of colour change in animals. *Tr. Manchester. Micr. Soc.* pp. 92-106.

GAMBLE, F.W. — 1910 — The relation between light and pigment formation in *Crenilabrus* and *Hippolyte. Quart. J. micr. Sc. 55, N.S.,* pp. 541-583.

GAMBLE, F.W. et KEEBLE, F. — 1900 — *Hippolyte varians* : a study in color changes. *Quart. J. micr. Sci.,* pp. 589-698.

GAMBLE, F.W. et KEEBLE, F. — 1900 — Colour physiology of the higher crustacea. *Rep. Brit. Ass. Adv. Sci.,* pp. 325-326.

GOODWIN, T.W. — 1960 — Biochemestry of pigments. *In « The physiology of Crustacea »* (WATERMAN T.H., *ed.*), *Acad. Press. N.Y. et Lond. 1,* pp. 133-169.

GUYSELMAN, J.B. — 1950 — An investigation of certain aspects of calcium metabolism in *Uca pugilator, Anat. Rec. 108,* p. 116.

GUYSELMAN, J.B. — 1953 — An analysis of the molting process in the fiddler crab, *Uca pugilator. Biol. Bull., 104,* pp. 115-137.

GWILLIAM, G.F. — 1950 — On the occurence and solubility of a reflecting pigment in the eyes of the Brachyura. *Anat. Rec. 108,* p. 213.

HANSTRÖM, B. — 1931 — Neue Untersuchungen uber die Sinne organe und Nervensystem der Crustaceen. *Z. Morph. Okol. Tiere. Berlin, 23,* pp. 80-236.

HANSTRÖM, B. — 1933 — Neue Untersuchungen uber Sinneorgane und Nervensystem der Crutsaceen. *Zool. Jahrb. Jena, 56,* pp. 387-520.

HANSTRÖM, B. — 1934 — Neue Untersuchungen uber Sinneorgane und Nervensystem der Crustaceen. *Ark. Zool. Stockholm, 26 A*, pp. 1-66.

HANSTRÖM, B. — 1934 — Ueber das Organ X, eine inkretorische Gehirndruse der Crustaceen. *Psychiat. Neurol. Bl.*, pp. 1-14.

HANSTRÖM, B. — 1934 — Neue Untersuchungen uber Sinneorgane und Nervensystem der Crustaceen. *Zool. Jahrb. Jena, 58*, pp. 101-144.

HANSTRÖM, B. — 1935 — Neue Untersuchungen uber Sinneorgane und Nervensystem der Crustaceen. *V.K. Fysiog. Sallsk. Lund. Forhandl. 5, 16*, pp. 1-14.

HANSTRÖM, B. — 1935 — Preliminary report on the probable connection between the blood gland and the chromatophore activator in decapod crustacean. *Proc. nat. Ac. Sci. Wash. 21*, pp. 584-585.

HANSTRÖM, B. — 1936 — Die Sinusdrüse und der hormonal bedingte Farbwechsel der Crutaceen. *K. svenska. Vetens. Akad. Handl. 3, 16*, pp. 1-99.

HANSTRÖM, B. — 1936 — Neue Untersuchungen uber Sinneorgane und Nervensystem der Crustaceen. *V.K. Fysiog. Sallsk. Lund. Forhandl. 5*, pp. 156-169.

HANSTRÖM, B. — 1937 — Inkretorische Organe und Hormonalfunktionen bei den Wirbellosen Tiere. *Erg. Biol. 14*, pp. 143-224.

HANSTRÖM, B. — 1937 — Vermischte Beobachtungen uber die Chromatophorenaktivierenden Substanzen der Augenstiele der Crustaceen und des Kopfes der Insekten. *Kgl. Fysiog. Sallsk. Handl. N.F. 47 (8)*, pp. 1-10.

HANSTRÖM, B. — 1938 — Der Einfluss der Lackierung der Augen auf die Expansion der Chromatophoren bei *Leander adspersus. Kgl. Fysiog. Sallsk. Handl. N.F. 49 (II)*, pp. 1-10.

HANSTRÖM, B. — 1939 — Hormones in Invertebrates. *Oxford, Univ. press*, pp. 1-198.

HANSTRÖM, B. — 1940 — Die chromatophoraktivierende Substanz des Insektenkopfes (incl. Crustaceen). *Acta Univ. Lund, 36*, pp. 1-10.

HANSTRÖM, B. — 1941 — Einige parallelen im Bau und in der Herkunft der inkretorische Organe der Arthropoden und der Vertebraten. *Acta. Univ. Lund, 37, 4*, pp. 1-19.

HANSTRÖM, B. — 1947 — The brain, the sense organs and the incretory organs of the head in the Crustacea Malacostracea. *Acta Univ. Lund. 2, 43*, pp. 1-44.

HANSTRÖM, B. — 1947 — The brain, the sense organs and the incretory organs of the head in the Crustacea Malacostracea. *Bull. Biol. Fr. et Belg. suppl. 33*, pp. 98-126.

HANSTRÖM, B. — 1948 — Three principal incretory organs in the animal kingdom : the sinus gland, in the crustaceans, the corpus *cardiacum-allatum* in the insects, the hypophysis in vertebrates. *Bull. biol. Fr. et Belg. suppl. 33*, pp. 183-209.

HANSTRÖM, B. — 1953 — Neurosecretory pathways in the head of crustaceans, insects and invertebrates. *Nature. Lond. 171*, pp. 72-73.

HANSTRÖM, B. — 1954 — On the transformation of ordinary nerve cells into neurosecretory cells. *Acta Univ. Lund. ser. 2, 24*, pp. 1-8.

HANSTRÖM, B. — 1957 — Reflections on the secretory role of the brain. *Nov. Act. reg. soc. Sci. Upsal. 4, 17*, pp. 1-12.

HAVEL, V. et KLEINHOLTZ, L.H. — 1951 — Effect of seasonal variation, sinus gland removal and eyestalk removal on concentration of blood calcium in *Astacus. Anat. Rec. 111*, pp. 571-572.

HECHT, S. — 1914 — Note on the absorption of calcium during the molting of the blue crab, *Callinectes sapidus. Science, 39*, pp. 108-109.

HELLER, H. et SMITH, B. — 1947 — The water balance principle of crustacean eyestalk extracts. *Nature, Lond. 159*, pp. 544-545.

HELLER, H. et SMITH, B. — 1949 — The water balance principle of crustacean eyestalk extracts. *J. exp. Biol. Cambridge, 25*, pp. 388-393.

HESS, W.N. — 1940 — Regional photosensitivity and photoreceptors of *Crangon armillatus* and of the spiny lobster, *Panulirus argus. Pap. Tortugas Lab. 32*, pp. 153-161.

HESS, W.N. — 1941 — Factors influencing moulting in the crustacean *Crangon armillatus. Biol. Bull., 81*, pp. 215-220.

* HIATT, R.W. — 1942 — The intermolt cycle in the higher Crustacea. *Proc. Montana Acad. Sci. 1-2*, pp. 59.

HINES, R. — 1954 — A tidal rhythm in behavior of melanophores in autotomized legs of *Uca pugnax. Biol. Bull., 107*, pp. 386-396.

HITCHCOCK, H.B. — 1941 — The coloration and color changes of the gulf weed crab, *Planes minutus. Biol. Bull. 80*, pp. 26-30.

* HODGE, M.N. et CHAPMAN, G.B. — 1958 — Some observations on the fine structure of the sinus gland of a land crab, *Gecarcinus lateralis. J. Biophys. Biochem. Cytol. 4*, pp. 571-574.

HUBSCHMAN, J.H. — 1963 — Development and function of neurosecretory sites in the eyestalks of larval *Palaemonetes* (Decapoda : Natantia). *Biol. Bull. 125*. pp. 96-113.

* HUET, L. — 1881 — Changements de coloration chez les Crustacés sous l'influence de lésions traumatiques. *C.R. Soc. Biol. 7*, p. 110.

JYSSUM, S. et PASSANO, L.M. — 1957 — Endocrine regulation of preliminary limb regeneration and molting in the crab *Sesarma. Anat. Rec. 128*, pp. 571-572.

KEEBLE, F. et GAMBLE, F.W. — 1899 —The colour physiology of *Hippolyte varians. Proc. roy. Soc. Lond. 65*, pp. 461-468.

KEEBLE, F. et GAMBLE, F.W. — 1900 — Physiologie de la coloration chez *Hippolyte varians. Bull. Mus Paris*, pp. 185-188.

KEEBLE, F. et GAMBLE, F.W. — 1902 — The colour physiology of higher Crustacea. *Proc. roy. Soc. Lond. 71*, pp. 69-71.

KEEBLE, F. et GAMBLE, F.W. — 1904 — On the presence of mobile fats in the chromatophores of the Crustacea *Hippolyte varians. Zool. Anz. 27*, pp. 262-264.

KEEBLE, F. et GAMBLE, F.W. — 1905 — The colour physiology of higher Crustacea. Part III. *Proc. roy. Soc. Lond. B 76*, p. 198.

KEEBLE, F. et GAMBLE, F.W. — 1905 — The colour physiology of higher Crustacea. Part III. *Phil. Tr. roy. Soc. Lond. B 198*, pp. 1-16.

KEEBLE, F. et GAMBLE, F.W. — 1905 — Colour physiology of the higher Crustacea. *Rep. Brit. Ass. Adv. Sc.*, pp. 299-300.

KINCAID, F.D. et SCHEER, B.T. — 1952 — Hormonal control of metabolism in crustaceans. IV. Relation of tissue composition of *Hemigrapsus nudus* to intermolt cycle and sinus gland. *Physiol. Zool. 25*, pp. 372-380.

KLEINHOLZ, L.H. — 1934 — Eyestalk hormone and the movements of distal retinal pigment in *Palaemonetes. Proc. nat. Acad. Sci. Wash. 20*, pp. 659-661.

KLEINHOLZ, L.H. — 1936 — Crustacean eyestalk hormone and retinal pigment migration. *Biol. Bull. 70*, pp. 159-184.

KLEINHOLZ, L.H. — 1937 — Studies in the pigmentary system of Crustacea. II. Diurnal movements of the retinal pigment of Bermudan decapods. *Biol. Bull. 72*, pp. 176-189.

KLEINHOLZ, L.H. — 1938 — Studies in the pigmentary system of Crustacea. IV. The unitary versus multiple hormone hypothesis of control. *Biol. Bull. 75*, pp. 510-532.

KLEINHOLZ, L.H. — 1940 — Effects of eyestalk removal in *Uca pugilator*. *Anat. Rec. 17*, pp. 70-71.

KLEINHOLZ, L.H. — 1941 — Moulting and calcium deposition in Decapod crustaceans. *J. cell. Comp. Physiol. 18*, pp. 101-107.

KLEINHOLTZ, L.H. — 1942 — Hormones in Crustacea. *Biol. Rev. Cambridge, 17*, pp. 91-119.

KLEINHOLZ, L.H. — 1947 — A method for removal of the sinus gland from eyestalks of Crustaceans. *Biol. Bull. 93*, pp. 52-55.

KLEINHOLZ, L.H. — 1948 — Migration of the retinal pigments and their regulation by the sinus gland. *Bull. Biol. Fr. et Belg. suppl. 33*, pp. 127-138.

KLEINHOLZ, L.H. — 1948 — Factors controlling the migration of the proximal pigment of the crustacean retina. *Anat. Rec. 101*, p. 665.

KLEINHOLZ, L.H. — 1949 — Responses of the proximal retinal pigment of the isolated crustacean eyestalk to light and darkness. *Proc. nat. Ac. Sci. Wash. 35*, pp. 215-218.

KLEINHOLZ, L.H. — 1955 — The nature of the reflecting pigment in the arthropod eye. *Biol. Bull. 109*, p. 362.

KLEINHOLZ, L.H. — 1957 — Endocrinology of Invertebrates, particularly of Crustaceans. *In « Recent advances in Invertebrate Physiology »*. (SCHEER, B.T. *ed*). *Univ. Oreg. Publ.*, pp. 173-196.

KLEINHOLZ, L.H. — 1958 — Neurosecretion and retinal pigment movement in crustaceans. *In « zweites Intern. Symp. uber Neurosek. »* (BARGMAN, W., HANSTRÖM, B. et SCHARRER, E., *eds*), pp. 110-112.

KLEINHOLZ, L.H. — 1961 — Hormonal activity of sinus glands in *Carcinus mœnas* from different geographic localities. *Biol. Bull. 121*, p. 394.

KLEINHOLZ, L.H. — 1961 — Pigmentary effectors, *In « The physiology of Crustacea »* (WATERMAN, T.H., *ed.*). *Ac. Press. N.Y. et Lond., 2*, pp. 133-169.

KLEINHOLZ, L.H. et BOURQUIN, E. — 1941 — Effects of eyestalk removal on decapod Crustaceans. *Proc. nat. Ac. Sci. Wash. 27*, pp. 145-149.

KLEINHOLZ, L.H., BURGESS, P., CARLISLE, D.B. et PFLUGER, O. — 1962 — Neurosecretion and crustacean retinal pigment hormone; distribution of the light adapting hormone. *Biol. Bull. 122*, pp. 73-85.

KLEINHOLZ, L.H., ESPER, H., JONHSON, C. et KIMBALL, F. — 1961 — Characterization and partial purification of crustacean eyestalk hormone. *Amer. Zool. 1*, p. 230.

KLEINHOLZ, L.H. et HENWOOD, W. — 1953 — The nature of the retinal reflecting pigment in macruran crustaceans. *Anat. Rec. 117*, p. 637.

KLEINHOLZ, L.H. et KIMBALL, F. — 1961 — Enzymatic inactivation of crustacean distal retinal pigment hormone. *Biol. Bull. 121*, p. 395 .

KLEINHOLZ, L.H. et KNOWLES, F.G.W. — 1938 — Studies in the pigmentary system of Crustacea. III. Light intensity and the position of the distal retinal pigment in *Leander adspersus*. *Biol. Bull. 75*, pp. 266-273.

KLEINHOLZ, L.H. et WELSH, J.H. — 1937 — Colour changes in *Hippolyte varians*. *Nature, Lond. 140*, pp. 851-852.

KNOWLES, F.G.W. — 1939 — The control of the white reflecting chromatophores in Crustacea. *Pubbl. Staz. zool. Napoli, 17*, pp. 174-182.

KNOWLES, F.G.W. — 1940 — Responses of isolated white chromatophores of Crustacea to change of illumination. *Nature. Lond. 146*, pp. 131-132.

KNOWLES, F.G.W — 1948 — The problem of the number of hormones concerned in the pigment movements of crustaceans. *Bull. biol. Fr. et Belg. Suppl. 33*, pp. 149-159.

KNOWLES, F.G.W. — 1949 — Control of pigment migrations in crustaceans. *Nature. Lond. 164*, pp. 36-37.

KNOWLES, F.G.W. — 1950 — The control of retinal pigment migration in *Leander serratus*. *Biol. Bull. 98*, pp. 66-80.

KNOWLES, F.G.W. — 1951 — Hormone production within the nervous system of crustaceans. *Nature, Lond. 167*, p. 564.

KNOWLES, F.G.W. — 1952 — Pigment movements after sinus gland removal in *Leander adspersus*. *Physiol. comp. et Oecol. 2*, pp. 289-292.

KNOWLES, F.G.W. — 1953 — Endocrine activity in the crustacean nervous system. *Proc. roy. Soc. Biol. 141*, pp. 248-267.

KNOWLES, F.G.W. — 1954 — Neurosecretion in the tritocerebral complex of crustaceans. *Pubbl. Staz. zool. Napoli, 24*, pp. 74-78.

KNOWLES, F.G.W. — 1955 — Crustacean colour changes and neurosecretion. *Endeavour, 14*, pp. 95-104.

KNOWLES, F.G.W. — 1956 — Some problems in the study of colour changes in crustaceans. *Ann. Sci. nat. (Zool.) 18*, pp. 315-324.

KNOWLES, F.G.W. — 1963 — Animal colour changes and neurosecretion. *Triangle, 6*, pp. 2-10.

KNOWLES, F.G.W. et CALLAN, H. — 1940 — A change in the chromatophore pattern of Crustacea at sexual maturity. *J. exp. Biol. 17*, pp. 262-266.

KNOWLES, F.G.W. et CARLISLE, D.B. — 1956 — Endocrine control in the Crustacea. *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. 31*, pp. 396-473.

KNOWLES, F.G.W, CARLISLE, D.B. et DUPONT-RAABE, M. — 1955. Studies on pigment activating substances in animals. I. The separation by paper-electrophoresis of chromactivating substances in arthropods. *J. mar. biol. Ass. U.K. 34*, pp. 611-635.

KNOWLES, F.G.W, CARLISLE, D.B. et DUPONT-RAABE, M. — 1956 — Inactivation enzymatique d'une substance chromactive des Insectes et des Crustacés. *C.R. Ac. Sci. 242*, p. 825.

KOCH, H.J. — 1952 — Eyestalk hormones, post-moult volume increase and nitrogen metabolism in the crab, *Eriocheir sinensis* (*M. Ed.*). *Meded. vlaamsch. Akad. Kl. Wet. 14*, pp. 1-11.

KOCH, H.J. et HEUTS, M.J. — 1945 — Le cycle de la régulation osmotique et minérale chez le crabe chinois, *Eriocheir sinensis* (*M. Ed.*). *Ann. Soc. Zool. Belg. 75*, pp. 87-90.

KOLLER, G. — 1925 — Farwechsel bei *Crangon vulgaris*. *Vehr. d. Zool. Ges. Suppl. Zool. 30*, pp. 128-132.

KOLLER, G. — 1927 — Ueber Chromatophorensystem, Farbennsinn und Farbwechsel bei *Crangon vulgaris*. *Z. vergl. Physiol. 5*, pp. 191-246.

KOLLER, G. — 1928 — Versuche uber inkretorischen Vorgange beim Garneelenfarbwechsel. *Z. verg. Physiol. 8*, pp. 601-612.

KOLLER, G. — 1929 — Die innere Sekretion bei Wirbellosen tiere. *Biol. Rev. 4*, pp. 269-306.

KOLLER, G. — 1930 — Weitere Untersuchungen uber Farbwechsel und Farbwechselhormone bei *Crangon vulgaris*. *Z. vergl. Physiol. 12*, pp. 632-667.

KOLLER, G. — 1938 — Hormone bei wirbellosen Tieren. 143 pp. *Leipzig*.

KOLLER, G. — 1954 — Vergleichende Physiologie der Hormonenwirkungen. *Colloq. Ges. Phys. Chem. 5*, pp. 1-46.

KOLLER, G. et MEYER, E. — 1930 — Versuche uber den Wirkungsbereich von Farbwechselhormonen. *Biol. Cent. Leipzig, 59*, pp. 759-768.

KROPP, B. et PERKINS, E.B. — 1933 — The occurence of the crustacean chromatophore activator. *Proc. nat. Acad. Sci. Wash. 20*, pp. 453-456.

KROPP, B. et PERKINS, E.B. — 1933 — The occurence of humoral chromatophore activator among marine Crustacea. *Biol. Bull. 64*, pp. 28-32.

KYER, D.L — 1942 — The influence of sinus gland on gastrolith formation in the crayfish. *Biol. Bull. 83*, pp. 68-78.

LENEL, R. — 1953 — Nature des pigments caroténoides de *Carcinus mœnas* (*Pennant*). *C.R. Acad. Sci. 236*, pp. 1090.

LENEL, R. — 1953 — Localisation et métabolisme des pigments caroténoides chez *Carcinus mœnas Pennant*. *C.R. Ac. Sci. 236*, pp. 1448-1450.

LENEL, R. — 1955 — Complément à l'étude des pigments caroténoides de la carapace chez le crabe *Carcinus mœnas Pennant*. *C.R. Ac. Sci. 240*, pp. 2020-2022.

LENEL, R. — 1958 — Effet de l'ablation des pédoncules oculaires sur les pigments caroténoides de l'hépatopancréas chez *Carcinus mœnas Pennant*. *Proc. int. Congr. Zool. 15*, pp. 491-493.

LENEL, R. et VEILLET, A. — 1951 — Effets de l'ablation des pédoncules oculaires sur les pigments caroténoides du crabe *Carcinus mœnas Pennant*. *C.R. Ac. Sci. 233*, pp. 1064-1065.

MATSUMOTO, K. — 1954 — Neurosecretion in the thoracic ganglion of the crab, *Eriocheir japonicus*. *Biol. Bull. 106*, pp. 60-68.

MEGUSAR, F. — 1912 — Experimente uber den Farbwechsel der Crustaceen. *Arch. Entw. Org. 33*, pp. 462-665.

*MENDES, E.G. — 1942 — The X-organ of *Ocypoda albicans* (Crustacea Decapoda Brachyura). *Proc. 8th. Amer. Sci. Cong. 3*, pp. 423-424.

MERLE, R. — 1950 — Les changements de couleur des crevettes. *Nature, Paris, 3180*, pp. 110-112.

*MOSSLER, A. — 1926 — Die Pigmentwenderung in die Augen von *Palaemon squilla*. *Wien Densk. Akad. Wiss. 91*, pp. 579-608.

MULLER, F. — 1881 — Farbwechsel bei Krabben und Garneelen. *Kosmos, 8*, pp. 472-473.

* NAGANO, T. — 1936 — Studies on the crustacean chromatophore. *Bot. et Zool. Tokyo, 4*, pp. 1087-1094.

NAGANO, T. — 1943 — Physiological studies on the pigmentary system of Crustacea. The color change of a shrimp *Paratya compressa* (de Haan). *Sci. Rep. Tohoku Univ. 4, biol. 17*, pp. 223-245.

NAGANO, T. — 1943 — Studies on the diurnal rythm of the eye pigments of the shrimps. *Bull. jap. Soc. Sci. Fish. 11*, pp. 163-167.

NAGANO, T. — 1947 — Physiological studies on the pigmentary system of Crustacea. II. The pigment migration in the eyes of shrimps. *Sci. Rep. Tohoku Univ. 4, 18*, pp. 65-80.

NAGANO, T. — 1950 — Physiological studies on the pigmentary system of crustacea. IV. Studies on the diurnal rythm of the eye pigments of the shrimps. V. Drug action upon the pigmentary system of a shrimp. *Sci. Rep. Tohoku. 4, 18*, pp. 286-303.

NAGANO, T. — 1950 — Physiological studies on the pigmentary system of crustacea. VII. The effect of colored light on pigment migration of the compound eye of the shrimps. *Sci. Rep. Tohoku Univ. 4*, 18, pp. 453-459.

NAGANO, T. — 1951 — Physiological studies on the pigmentary system of Crustacea. VIII. The relation between the blood sugar value and the migration of the eye pigment in the shrimps. *Sci. Rep. Tohoku Univ. 4, 19*, pp. 118-122.

NAGANO, T. — 1952 — Physiological studies on the pigmentary system of Crustacea. IX. An analysis of the behaviour of the proximal retinal pigment in the shrimps. *Sci. Rep. Tohoku Univ. 4, 19*, pp. 219-220.

NAGANO, T. — 1953 — Physiological studies on the pigmentary system of Crustacea. X. An analysis of the the behaviour of the distal retinal pigment in the shrimps. *Sci. Rep. Tohoku Univ. 4, 20*, pp. 1-5.

NAVEZ, A.S. et KROPP, B. — 1934 — The growth promoting action of the crustacean eyestalk extract. *Biol. Bull. 67*, pp. 250-258.

NEEDHAM, A.E. — 1946 — Ecdysis and growth in Crustacea. *Nature, Lond. 158*, pp. 667-668.

NEEDHAM, A.E. — 1954 — Properties of minerals in the exuvia of Crustacea. *Quart. J. microsc. Sci. 95*, pp. 183-190.

NEEDHAM, A.E. — 1956 — Nitrogen output and ecdysis in Crustacea. *Nature, 178*, pp. 495-496.

NEILAND, K.A. et SCHEER, B.T. — 1953 — The influence of fasting and of sinus gland removal on body composition of *Hemigrapsus nudus* (Part V of the hormonal regulation of metabolism in crustaceans). *Physiol. comp. et Oecol. 3*, pp. 321-326.

* NISHIDA, H. et AOTO, T. — 1954 — The X organ and the Y gland in the eyestalks of *Pandalus kesserli*. *Kagaku, 24*, pp. 310-311.

NOUVEL, L. — 1933 — Sur la croissance et la fréquence des mues chez les Crustacés Décapodes Natantia. *Bull. Soc. Zool. Fr. 58*, pp. 71-75.

NOUVEL, L. — 1937 — Contribution à l'étude de la mue, de la croissance et de la régénération chez les Crustacés Décapodes Natantia. *Rec. Inst. Torley-Rousseau, 6*, pp. 9-161.

NOUVEL, H. — 1945 — Les relations entre la périodicité lunaire, les marées et la mue des Crustacés. *Bull. Inst. océanog. Monaco, 878*, pp. 1-4.

* ORLAMUNDER, J. — 1942 — Zur Entwicklung und Formbildung des *Birgus Latro Latr.* mit besonderer Beruck sichtigung des Organ X.*Z. wiss. Zool. 155*, pp. 280-316.

OSTLUND, E. et FÄNGE, R. — 1956 — On the nature of the eyestalk hormone which causes concentration of red pigment in shrimps (Natantia). *Ann. Sci. nat. (Zool.). 18*, pp. 325-339.

PANNIKAR, N.K. — 1940 — Osmotic properties of the common prawn. *Nature, Lond. 145*, pp. 108.

PANNIKAR, N.K. — 1941 — Osmoregulation in some Palaemonid prawns. *J. mar. biol. Ass. U.K. 25*, pp. 317-359.

PANNIKAR, N.K. — 1946 — Some considerations of osmotic pressure phenomena in the Crustacea. *Proc. N.S. Inst. Sci. Halifax, 21,* pp. 9.

PANOUSE, J.B. — 1941 — L'hypothèse humorale de l'adaptation chromatique chez les Crustacée. *C.R. Soc. Biol. 135,* pp. 1520-1523.

PANOUSE, J.B. — 1946 — Recherches sur les phénomènes humoraux chez les Crustacés. L'adaptation chromatique et la croissance ovarienne chez la crevette *Leander serratus. Ann. Inst. océanog. Paris, N.S. 32,* pp. 65-147.

PANOUSE, J.B. — 1947 — Les corrélations humorales chez les Crustacés. *Ann. biol. 23,* pp. 33-70.

PANOUSE, J.B. — 1949 — Le changement de couleur chez les Crustacés et son mécanisme endocrinien. *Bull. Soc. Sc. nat. et Phys. Maroc, 29,* p. 61.

PANOUSE, M.L. — 1947 — Variation de la teneur en pigment de *Leander serratus* au cours de l'adaptation au fond. *Arch. Zool. exp. gen. Notes et Rev. 85,* pp. 44-48.

PARAMESWARAN, R. — 1956 — Neurosecretory cells of the central nervous system of the crab, *Paratelphusa hydrodromous. Quart. J. microscop. Sci. 97,* pp. 75-82.

* PARKER, G.H. — 1891 — The compound eyes in crustaceans. *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard, 21,* pp. 45-140.

* PARKER, G.H. — 1897 — Photomechanical changes in the retinal pigment cells of *Palaemonetes* and their relation to the central nervous system. *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard, 30,* pp. 273-300.

PARKER, G.H. — 1930 — Chromatophores. *Biol. Rev. Cambridge, 5,* pp. 59-90.

* PARKER, G.H. — 1932 — Humoral agents in nervous activity with special reference to chromatophores. *Cambridge,* 89 p.

PARKER, G.H. — 1932 — The movements of the retinal pigment. *Erg. Biol. 9,* pp. 239-291.

PARKER, G.H. — 1935 — What are the resting and the active states of chromatophores. *Proc. nat. Ac. Sc. Wash. 21,* pp. 286-292.

PARKER, G.H. — 1936 — The reactions of chromatophores as evidence for neurohumors. *Cold Spring. Harbor, Sympos. 4,* pp. 358-370.

PARKER, G.H. — 1939 — Color changes in animals, their significance and activation. *Amer. Nat. 73,* pp. 193-197.

* PARKER, G.H. — 1941 — Neurohumore als Aktivatoren von Chromatophoren. Aktuelle Probleme der Erregungsphysiologie. *Abh. exakt. Biol. 2,* p. 1-59.

PARKER, G.H. — 1948 — Animal colour changes and their neurohumors. *Cambridge Univ. Press, Lond. N.Y.* 377 p.

PARKER, G.H., BROWN, F.A. JR. et ODIORNE, J.M. — 1935 — The relations of the eye to chromatophoral activities. *Proc. Amer. Ac. 69,* pp. 439-462.

PARRY, G. — 1954 — Ionic regulation in the palaemonid prawn *Palaemon* (= *Leander*) *serratus J. exp. Biol. 34,* pp. 417-423.

PASSANO, L.M. — 1951 — The X-organ-sinus gland neurosecretory system in crabs. *Anat. Rec. 111,* p. 502.

PASSANO, L.M. — 1951 — The X-organ, a neurosecretory gland controlling molting in crabs. *Anat. Rec. 111,* p. 559.

PASSANO, L.M. — 1952 — Phase contrast observations on living neurosecretory cells of *Sesarma. Anat. Rec. 112,* pp. 460-461.

PASSANO, L.M. — 1953 — Neurosecretory control of molting in crabs by the X-organ sinus gland complex. *Physiol. comp. et Oecol. 3,* pp. 155-189.

PASSANO, L.M. — 1954 — Phase microscopic observation of the neurosecretory product of the crustacean X-organ. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 24, suppl.* pp. 72-73.

PASSANO, L.M. — 1960 — Molting and its control. *In « The physiology of the Crustacea »* (WATERMAN, T.H. *ed.*) *Acad. Press, N.Y. Lond., 1,* pp. 473-536.

PASSANO, L.M. et JYSSUM, S. — 1962 — The role of the Y-organ in crab proecdysis and limb regeneration. *Comp. Biochem. and Physiol. 9,* pp. 195-213.

PASTEUR, C. — 1958 — Influence de l'adaptation de l'organe X sur le comportement chromatique de *Leander serratus* (*Pen.*). *C.R. Ac. Sci. 246,* pp. 320-322.

PASTEUR, C. — 1959 — Influence de la sous-alimentation sur le déroulement normal des stades d'intermue chez *Leander serratus* (*Pen.*). *Bull. Soc. Sci. nat. et phys. Maroc, 39,* pp. 145-155

PASTEUR, C. — 1962 — Influence de l'ablation de l'organe X (*pars distalis*) sur la mue chez la crevette *Palaemon* (= *Leander*) *serratus* (*Pen.*). *C.R .Ac. Sci. 254,* pp. 1160-1162.

PASTEUR, C. — 1962 — Chromatophoric responses of eyestalkless shrimps. *Nature, Lond. 196,* pp. 790.

PASTEUR, C. 1962 — Aspects physiologiques de l'adaptation chromatique chez les Crustacés Natantia. *Bull. Soc. Sci. nat et phys. Maroc, 42,* pp. 127-144.

PASTEUR, C. — 1963 — Différences entre les actions de la glande du sinus et de l'organe X chez les Natantia et les Brachyoures. *Abs. Sec. Conf. Eur. Comp. Endocr.* p. 46.

* PAUL, J.H. et SHARPE, J.S. — 1916 — Studies on calcium metabolism. I. The deposition of lime salts in the intergument of decapod crustacea. *J. Physiol. 50,* pp. 183-196.

PERKINS, E. B. — 1938. — Color changes in crustaceans, especially in *Palaemonetes. J. exp. Zool. 50,* pp. 71-105.

PERKINS, E.B. et KROPP, B. — 1932 — Control of pigment migration in the chromatophores of crustaceans. *Proc. nat. Acad. Sci. Wash. 17,* pp. 282-285.

PERKINS, E.B. et SNOOK, T. — 1932 — The movement of pigment within the chromatophores of *Palaemonetes. J. exp. Zool. 61,* pp. 115-128.

* PLANKERMANN, H. — 1935 — Beitrage zur Physiologie der Garneelenhautung. *Schr. naturw. Ver. Schl. Holst. 21,* pp. 195-216.

POTTER, D.D. — 1954 — Histology of the neurosecretory system of the blue crab, *Callinectes sapidus. Anat. Rec. 120,* p. 716.

POTTER, D.D. — 1956 — Observations on the neurosecretory system of portunid crabs. 267 p. *These Harvard.*

* POUCHET, G. — 1872 — Note sur les rapides changements de coloration provoqués expérimentalement chez les crustacés. *J. Zool. 1,* p. 361.

* POUCHET, G. — 1873 — Recherches sur les conditions de changement de coloration des Poissons et des Crustacés. *C.R. Soc. Biol. 5,* pp. 54-55.

* POUCHET, G. — 1874 — Note sur l'influence de l'ablation des yeux sur la coloration de certaines espèces animales. *J. Anat. Phys. 10,* pp. 558-560.

* POUCHET, G. — 1876 — Des changements de coloration sous l'influence des nerfs. *J. Anat. Phys. 12,* pp. 1-90 et pp. 113-165.

PRENANT, M. — 1927 — La stabilité du calcaire amorphe et le tégument des Crustacés. *Ann. Physiol. Physicochim. biol. 4,* pp. 818-843.

PROSSER, C.L. — 1934 — Action potentials in the nervous system of the crayfish. II. Responses to illumination of the eye and caudal ganglion. *J. cell. comp. Physiol. 4,* pp. 362-377.

PYLE, R.W. — 1943 — The histogenesis and cyclic phenomena of the sinus gland and X-organ in Crustacea. *Biol. Bull. 85,* pp. 87-102.

RAABE, M. — 1956 — Les mécanismes de l'adaptation chromatique chez les Insectes. *Ann. biol. 32,* pp. 247-282.

RAABE, M. — 1959 — Neurohormones chez les Insectes. *Bull. Soc. Zool. Fr. 84,* pp. 272-316.

RAMADAN, M.M. — 1952 — Contribution to our knowledge of the structure of the compound eyes of decapod crustacea. *Lunds Univ. Arsskr. N.R. Avd. 2, 48,* pp. 1-20.

RENAUD, L. — 1949 — Le cycle des réserves organiques chez les Crustacés décapodes. *Ann. Inst. océan. (Paris) (N.S.), 24,* pp. 259-357.

ROBERTS, T.W. — 1957 — Thermal acclimatation of metabolism in the crab *Pachygrapsus crassipes Ren.* I. The influence of body size, starvation and molting. *Physiol. Zool. 30,* pp. 232-242.

ROBERTS, T.W. — 1957 — Thermal acclimation of metabolism in the crab *Pachygrapsus crassipes Ren.* II. Mechanisms and the influence of season and latitude. *Physiol. Zool. 30,* pp. 242-255.

ROBERTSON, J.D. — 1937 — Some features of the calcium metabolism of the shore-crab *Carcinus mœnas Pen. Proc. roy. Soc. Lond. 124 B,* pp. 162-182.

ROBERTSON, J.D. — 1960 — Osmotic and ionic regulation. *In « the physiology of Crustacea »* (WATERMAN, T.H. *ed.*). *Acad. Press. N.Y. et Lond. 1,* pp. 317-339.

SANDEEN, M.I. — 1950 — Chromatophorotropins in the central nervous system of *Uca pugilator* with special reference to their origins ans actions. *Physiol. Zool. 23,* p. 337.

SANDEEN, M.I. et BROWN, F.A. JR. — 1952 — Responses to the distal retinal pigment of *Palaemonetes* to illumination. *Physiol. Zool. 25,* pp. 222-230.

SAWAYA, P. — 1939 — Sobre a mudança da cor nos Crustaceos. Contribucao para o estudos da fisiologia dos cromatoforos e dos hormonios dos Invertebrados. *Bol. Fac. Filos. Sci. Let. Univ. Sao Paulo. Zool. 3,* pp. 1-109.

SCHALLEK, W. 1943 — The reaction of certain crustacea to direct and diffused light. *Biol. Bull. 84,* pp. 98-105.

SCHARRER, B. — 1955 — Hormones in inverbrates. *In « The Hormones »* (PINCUS, G. et THIMANN, K.V., *eds.*) *Acad. Press, N.Y.,* pp. 57-95.

SCHEER, B.T. — 1957 — The hormonal control of metabolism in decapod crustaceans. *In « Recent advances in invertebrate physiology ».* (SCHEER, B.T., *ed.*), *Univ. Oregon publ.,* pp. 213-227.

SCHEER, B.T. — 1959 — Aspects of the intermoult cycle in Natantians. *Comp. Bioch. Physiol. 1,* pp. 3-18.

SCHEER, B.T. et SCHEER, M.A.R. — 1954 — The hormonal control of metabolism in crustaceans. VII. Moulting and colour changes int the prawn, *Leander serratus. Pubbl. Staz. zool. Napoli, 25,* pp. 397-418.

* SCHLECHTENDAL, A. — 1934 — Beitrag zur Farbensinn der Arthropoden (Crustaceen). *Z. verg. Physiol. 20,* pp. 455-481.

SCUDAMORE, H.H. — 1941 — A correlation between the rate of heart beat and the state of certain chromatophores in the shrimp *Palaemonetes. Trans. Ill. Acad. Sci. 34,* pp. 238-240.

SCUDAMORE, H.H. — 1942 — Hormonal regulation of molting and some related phenomena in the crayfish, *Cambarus immunis. Anat. Rec. 84,* pp. 514-515.

SCUDAMORE, H.H. — 1947 — The influence of the sinus glands upon moulting and associated changes in the crayfish. *Physiol. Zool. 20,* pp. 187-208.

SCUDAMORE, H.H. — 1948 — Factors influencing molting and the sexual cycle in the crayfish. *Biol. Bull. 95,* pp. 229-237.

SJOGREN, S. — 1934 — Die Blutdrüse und ihre Ausbildung bei den Dekapoden. *Zool. Jahrb. Jena (Anat.), 58,* pp. 145-170.

SMITH, D.C. — 1930 — The effects of temperature upon the chromatophores of crustaceans. *Biol. Bull. 58,* pp. 193-202.

SMITH, H.G. — 1938 — The receptive mechanism of the background responses in chromatic behaviour of Crustacea. *Proc. roy. Soc. Lond. 125 B,* pp. 250-263.

SMITH, R.I. — 1940 — Studies on the effects of eyestalk removal upon young crayfish, *Cambarus clarkii* (Gerard). *Biol. Bull. 79,* pp. 145-152.

SMITH, R.I. — 1948 — The role of sinus glands in retinal pigment migration in grapsoid crabs. *Biol. Bull. 95,* pp. 169-185.

SNODGRASS, R.E. — 1956 — Crustacean metamorphoses. *Smithsonian Inst. Publ. Misc. Coll. 131,* pp. 1-78.

STAHL, F. — 1938 — Preliminary report on the colour changes and the incretory organs in the head of some crustaceans. *Ark. Zool. 30 B,* pp. 1-3.

STEPHENS, G.C. — 1951 — A molt inhibiting factor in the central nervous system of the crayfish, *Cambarus sp. Anat. Rec. 111,* pp. 572-573.

STEPHENS, G.C. — 1955 — Induction of molting in the crayfish *Cambarus* by modification of daily photoperiod. *Biol. Bull. 108,* pp. 235-241.

STEPHENS, G.C. — 1957 — Influence of temperature fluctuations on the diurnal melanophore rythm of the fiddler crab, *Uca. Physiol. Zool. 30,* pp. 55-69.

STEPHENS, G.C., FRIEDL, F. et GUTTMAN, B. — 1956 — Electrophoretic separation of chromatophorotropic principles of the fiddler crab, *Uca. Biol. Bull. 111,* pp. 312-313.

STEPHENSON, E.M. — 1934 — Control of chromatophores in *Leander serratus. Nature, Lond., 133,* pp. 912-913.

TCHERNIGOVTZEFF, C. — 1959 — Croissance épithétiale et cycle d'intermue chez *Leander serratus. C.R. Ac. Sc. 248,* pp. 600-602.

TCHERNIGOVTZEFF, C. — 1962 — Influence de l'ablation des P.O. sur les durées d'intermue et les taux de croissance chez un décapode Natantia, *Leander serratus (Pennant). C.R. Ac. Sc. 255,* pp. 1400-1402.

TEISSIER, G. — 1933 — Les lois élémentaires de la croissance. *Ann. Bull. Soc. roy. Sci. med. et nat., Bruxelles, 3/4,* pp. 1-42.

TEISSIER, G. — 1936 — Les lois quantitatives de la croissance. *Ann. Physiol. Physicochim. Biol., 12,* pp. 527-573.

TEISSIER, G. — 1937 — Sur la variabilité du taux d'accroissement lors de la mue des Crustacés décapodes. *C.R. Cong. Soc. sav. Sect. Sci. 70,* pp. 301-304.

TRAVIS, D. — 1951 — The control of the sinus glands over certain aspects of calcium metabolism of *Panulirus argus. Latr. Anat. Rec. 111,* p. 503.

TRAVIS, D. — 1951 — Physiological changes which occur in the blood and urine *of Panulirus argus, Latr.* during the molting cycle. *Anat. Rec. 111,* p. 157.

TRAVIS, D. — 1951 — Early stages in calcification of the skeleton of *Panulirus argus Latr. Anat. Rec. 111,* p. 124.

TRAVIS, D. — 1951 — Calcium metabolism in the crustacean decapods. *Th. Radcliff. College.*

TRAVIS, D. — 1954 — The molting cycle of the spiny lobster *Panulirus argus Latr.* I. Molting and Growth in Laboratory animals. *Biol. Bull. 107,* pp. 433-450.

TRAVIS, D. — 1955 — The molting cycle of the spiny lobster *Panulirus argus Latr.* II. Preecdysial histological and histochemical changes in the hepatopancreas and integumental tissues. *Biol. Bull. 108,* pp. 88-112.

TRAVIS, D. — 1955 — The molting cycle in the spiny lobster *Panulirus argus* Latr. III. Physiological changes which occur in the blood and urine during the normal molting cycle. *Biol. Bull. 109,* pp. 484-503.

VERNE, J. — 1920 — Sur la nature du pigment rouge des crustacés. *C.R. Soc. Biol. 83,* pp. 963-964.

VERNE, J. — 1921 — Sur les différents facies des métabolismes pigmentaires dans les téguments des Crustacés décapodes. *Bull. Soc. Biol. 46,* pp. 51-61.

VERNE, J. — 1923 — Essai histochimique sur les pigments tégumentaires des Crustacés décapodes. *Arch. Morph. gen. exp. 16,* pp. 1-162.

VERNE, J. — 1924 — Note histochimique sur le métabolisme du glycogène pendant la mue des Crustacés. *CR. Soc. Biol. 90,* pp. 186-188.

VERNE, J. — 1926 — Cristallisation du carotène dans les téguments des Crustacés décapodes. *C.R. Soc. Biol. 94,* pp. 1349-1350.

VERNE, J. — 1926 — L'édification de la carapace chitineuse chez les Crustacés. *C.R. Ass. Anat. 21,* pp. 551-556.

VERNE, J. — 1927 — Carotenoides d'origine endogène et d'origine exogène dans la carapace de *Carcinus mœnas. C.R. Soc. Biol. 97,* pp. 1290-1292.

VERNET-CORNUBERT, G. — 1959 — Note préliminaire sur l'influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur la mue de l'oxyrhynque *Pisa tetraodon Pen. C.R. Ac. Sci. 248,* pp. 2649-2652.

VERNET-CORNUBERT, G. — 1960 — Influence de l'ablation des P.O. sur la mue, la ponte et les caractères sexuels externes de *Pisa tetraodon Pen. Bull. Inst. Océan. 1186,* 24 p.

VERNET-CORNUBERT, G. — 1960 — Connaissances actuelles sur le déterminisme hormonal de la mue chez les décapodes et étude de quelques phénomènes qui lui sont liés. *Arch. Zool. exp. et gén. 99,* pp. 57-76.

VERNET-CORNUBERT, G. — 1962 — Etude comparée des effets provoqués par la régénération intensive et l'ablation des pédoncules oculaires sur la mue et la croissance de *Pachygrapsus marmoratus (Fabr.). C.R. Ac. Sci. 255,* pp. 2015-2017.

VERNET-CORNUBERT, G. — 1963 — Rôles possibles de la glande X et de la glande Y dans l'accélération du cycle d'intermue chez les Crustacés décapodes soumis à une régénération intensive. *Abst. pap. for the sec. Conf. Eur. Comp. Endocrin.,* p. 57.

VERRIER, M.L. — 1940 — Recherches sur les yeux et la vision des Arthropodes. *Bull. biol. Fr et Belg. 74,* pp. 309-326.

VERRIER, M.L. — 1941 — Recherches sur les corrélations humorales chez les Crustaces. Indépendance de la migration des pigments retiniens et de l'excitation lumineuse visuelle. Conséquences physiologiques. *Bull. biol. Fr. et Belg. 75,* pp. 240-248.

* VITZOU, A.N. — 1882 — Recherches sur la structure et la formation des téguments chez les Crustacés décapodes. *Arch. Zool. exp. et gén. 10,* pp. 451-576.

VONK, H.J. — 1960 — Digestion and metabolism. *In « The physiology of Crustacea »* (WATERMAN, T.H., *ed.*) *Acad. Press, N.Y. et Lond.,* 1, pp. 291-316.

WALD, G., NATHANSON, N., JENCKS, W.R. et TARR, E. — 1948 — Crustacyanin, the blue carotenoid protein of lobster shell. *Biol. Bull. 95,* pp. 249-250.

WATERMAN, T.H. — 1961 — Light sensitivity and vision. *In « The physiology of Crustacea »* (WATERMAN, T.H., *ed.*), *Acad. Press, N.Y. et Lond., 2,* pp. 1-64.

WEBB, H.M., BENNETT, M.F. et BROWN, F.A.JR. — 1954 — A persistent diurnal rythm of chromatophoric response in eyestalkless *Uca pugilator. Biol. Bull. 106,* pp. 371-377.

WEBB, H.M., BENNETT, M.F., GRAVES, R.C. et STEPHENS, G.C. — 1953 — Relationship between time of day and inhibiting influence of low temperature on the diurnal chromatophore rythm of *Uca. Biol. Bull. 105,* pp. 386-387.

WEBB, H.M .et BROWN, F.A.JR. — 1951 — Diurnal rythm in the controlling mechanism of distal retinal pigment of *Palaemonetes. Biol. Bull. 101,* pp. 231-232.

WEBB, H.M. et BROWN, F.A.JR. — 1953 — Diurnal rythm in the regulation of distal retinal pigment of *Palaemonetes. J. cell. comp. Physiol. 41,* pp. 103-121.

WELLS, P.H. — 1952 — Responses to light by the eyeless white crayfish, *Cambarus ayersii. Anat. Rec. 113,* p. 613.

WELSH, J.H. — 1930 — Diurnal rythm of the distal retinal pigment cells of the eyes of certain crustaceans. *Proc. nat. Acad. Sci. Wash. 16,* pp. 386-395.

WELSH, J.H. — 1930 — The mechanics of the distal pigment cells in the eyes of *Palaemonetes. J. exp. Zool. 56,* pp. 459-494.

WELSH, J.H. — 1932 — The nature and the movement of the reflecting pigment in the eyes of crustaceans. *J. exp. Zool. 62,* pp. 173-183.

WELSH, J.H. — 1934 — The caudal photoreceptor and responses of the crayfish to light. *J. cell. comp. Physiol. 4,* pp. 379-388.

WELSH, J.H. — 1935 — Further evidence of a diurnal rythm in the movement of pigment cells in the eyes of Crustaceans. *Biol. Bull. 68,* pp. 247-252.

WELSH, J.H. — 1936 — Diurnal movements of the eyes pigments of *Anchistioides. Biol. Bull. 70,* pp. 217-227.

WELSH, J.H. — 1938 — Diurnal rythms. *Quart. Rev. Biol. 13,* pp. 123-139.

WELSH, J.H. — 1939 — The action of eyestalk extracts on retinal pigment migration in the crayfish *Cambarus bartoni. Biol. Bull. 77,* pp. 119-125.

WELSH, J.H. — 1941 — The sinus glands and 24-hours cycle of retinal pigment migration in the crayfish. *J. exp. Zool. 85,* pp. 35-49.

WELSH, J.H. — 1957 — Neurohormones or transmitter agents. *In « The invertebrate physiology »* (SCHEER B., BULLOCK, T. et KLCINHOLZ, L. *eds.*) *Univ. Oregon. Publ.,* pp. 161-172.

WELSH, J.H. — 1961 — Neurohumors and neurosecretion. *In « The physiology of Crustacea »* (WATERMAN, T.H., *ed.*) *Acad. Press, N.Y. et Lond. 2,* pp. 281-311.

WIGGLESWORTH, V.B. — 1954 — « The physiology of Insect Metamorphosis ». *Cambridge Univ. Press. Lond. et N.Y.*, 152 p.

WIGGLESWORTH, V.B. — 1957 — The action of growth hormones in insects. *Symp. Soc. exp. Biol. 11*, pp. 204-227.

* YOSHIDA, M. — 1952 — On the intermolt period of the shrimp, *Leander serrifer. Annot. Zool. jap. 25*, pp. 366-370.

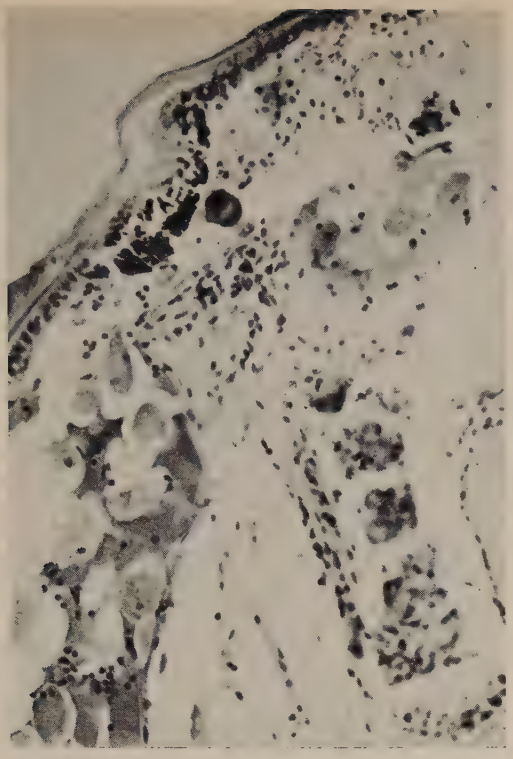
* YU, S.C. — 1932 — On the moulting and regeneration of the crab *Potamon denticulatus M. Eds. Bull. Soc. Zool. Fr. 57*, pp. 233-238.

ZEE, H.C. et PAI, S. — 1945 — Chromatophore activity in relation to temperature and eyestalk extract concentration. *Proc. Zool. Soc. Lond. 115*, pp. 207-211.

* ZELENY, C. — 1905 — Compensatory regulation. *J. exp. Zool., 2*, pp. 1-102.

* ZENKEVITCH, L.A. — 1935 — On growth rate in different seasons of the year. *Wiss. Ber. Mosk. St. Univ. 4*, pp. 135-138.

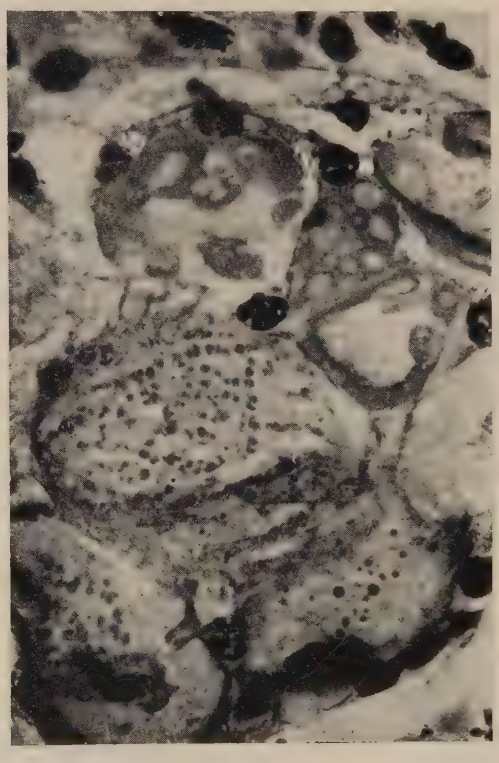
* ZENKEVITCH, L.A. — 1938 — On the weigh change in *Leander adspersus* during moulting. *Zool. J. Mosk. 17*, pp. 505-508.



A

B

C

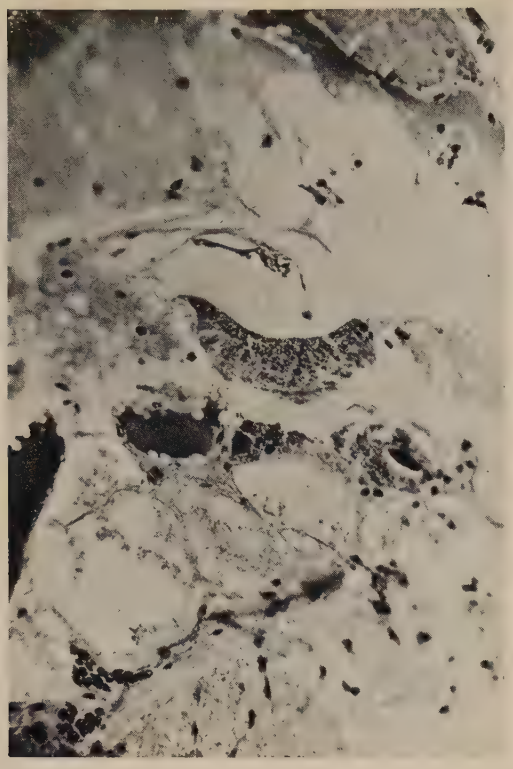


D

PLANCHE I

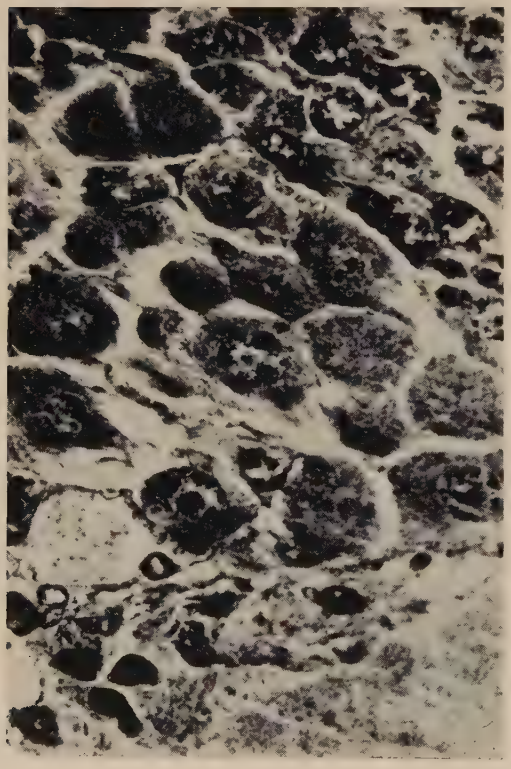
(*Coupes transversales*)

A : Coupe au niveau du pore sensoriel et de l'organe X (*pars distalis*)
B : Pore sensoriel
C : Organe X (*pars distalis*)
D : Cellules grossies de l'organe X (*pars distalis*) dans lesquelles on peut voir les granules de sécrétion et les corps en *bulbe d'oignon*

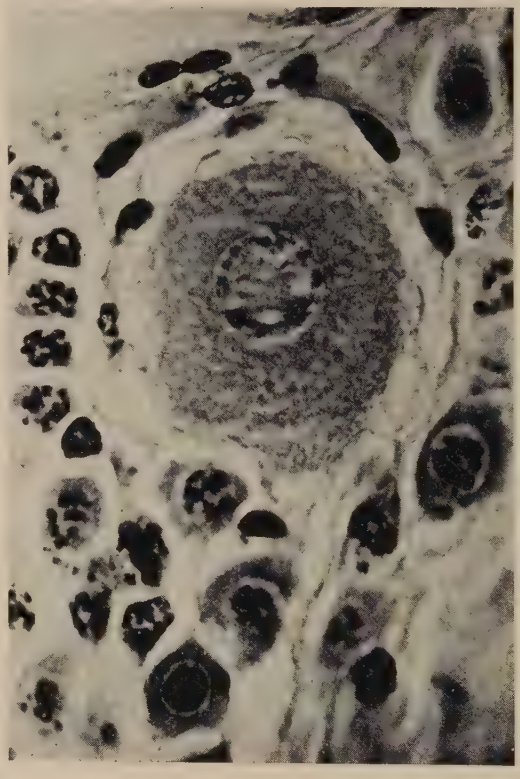


A

B



C



D

PLANCHE II

(*Coupes transversales*)

A et B : Glande du sinus

C : *Pars ganglionaris* de l'organe X

D : Neurone géant de la *medulla terminalis*

# TABLE DES MATIERES


*Avant-propos* ..... V

INTRODUCTION ..... VII

CHOIX ET PROVENANCE DU MATÉRIEL ..... 1

CONDITIONS D'ÉLEVAGE ..... 2

PREMIÈRE PARTIE : **Morphologie, anatomie et histologie du pédoncule oculaire** ..... 4

— Orientation — Morphologie générale du P.O. ..... 4

— Anatomie du P.O. (*partie médiane*) ..... 4

— Histologie du pédoncule oculaire ..... 5

DEUXIÈME PARTIE : **Comportement chromatique** ..... 8

— Historique ..... 8

— Les chromatophores : *structure, disposition, évaluation du degré d'expansion* ..... 9

— Observations : *influence de la durée d'adaptation sur le rythme diurne ; influence du stade d'intermue sur l'adaptation chromatique* ..... 13

— Partie expérimentale : recherches sur le rôle chromactif du complexe glandulaire du PO. ..... 21

1) Ablations. *Technique* : (*ablations de l'organe X, de la glande du sinus, de la glande du sinus et de l'organe X, du P.O.*) ..... 21

*Résultats* : *ablation totale du P.O.* ..... 22

*ablation de la glande du sinus* ..... 24

*ablation de l'organe X* ..... 25

*Comparaison entre les résultats obtenus après l'ablation de la glande du sinus et après celle de l'organe X* ..... 28

*Discussion* ..... 30

*Action de l'ablation de l'organe X sur les pigments rétiniens* ..... 31

2) Injections. *Technique* ..... 31

*Résultats* : *extraits pédonculaires totaux* ..... 32

*extraits de glande du sinus* ..... 34

*extraits d'organe X* ..... 36

*Essai de distinction entre les principes chromactifs de la glande du sinus et de l'organe X* ..... 37

*Discussion sur les expériences d'injections* ..... 39

— Discussion générale, hypothèses et conclusions ..... 39

— Tableau récapitulatif des expériences d'injections ..... 40

TROISIÈME PARTIE : **Déroulement du cycle d'intermue et contrôle pédonculaire de la mue** ..... 41

— Historique ..... 41

— Cycle d'intermue : rappel de la définition ..... 41

— Observations : *variabilité annuelle du cycle d'intermue en fonction de la température* ..... 42

*rythme interne* ..... 43
*fréquence des stades d'intermue au cours de l'année* 43
*action de la lumière* ..... 45
*action de la sous-alimentation* ..... 46
Partie expérimentale : ablations ..... 47
*ablation de l'organe X : raccourcissement de l'intermue et viabilité des opérés* ..... 47
*variabilité annuelle de la longueur d'intermue et action de la température* ..... 48
*rythme interne* ..... 52
*action de la lumière et de la sous-alimentation* .... 53
*activité de la glande aux différents stades* ..... 53
*action de l'ablation sur les femelles incubantes* .. 53
*ablation de la glande du sinus* ..... 54
*ablations du complexe organe X-glande du sinus, et du P.O.* ..... 55
Discussion ..... 55
Tableaux récapitulatifs des ablations ..... 58

QUATRIÈME PARTIE : **Croissance et calcification** ..... 61
Croissance : *conditions expérimentales* ..... 61
*Résultats* ..... 62
*Discussion* ..... 62
Calcification : *conditions expérimentales* ..... 64
*Résultats* ..... 64
*Discussion* ..... 65

CINQUIÈME PARTIE : Discussion générale, hypothèses et conclusions .... 66
RÉSUMÉ ..... 69
BIBLIOGRAPHIE ..... 71

# PLANCHES EN COULEURS

# PLANCHE I

FIG. A — Livrée normale de la crevette *Palaemon serratus* dans les conditions naturelles. L'ablation d'un seul P.O. n'influence pas la coloration.

FIG. B — Adaptation au substrat : *à gauche,* crevette adaptée au fond noir pendant 24 h. (On note la présence de pigment bleu et la coloration plus intense du tégument).

*A droite,* crevette adaptée au fond blanc pendant la même durée : l'éclaircissement est provoqué par la contraction des chromatophores.

FIG. C — Influence de l'ablation de l'organe X sur la migration des pigments rétiniens : dans l'œil opéré (œil gauche), les pigments passent en position distale, stable, d'où l'aspect nocturne de l'œil.

Le rythme diurne de migration est conservé pour les pigments de l'œil intact (œil droit).

FIG. D — Crevettes sans organes X : *à droite,* chez une crevette éloignée de la mue, la production de pigment bleu reste important ; *à gauche,* chez une crevette très proche de la mue, la coloration vire à un rouge-orangé franc.

A

B

C

D

ETUDE EXPERIMENTALE DU ROLE DE L'ORGANE X (*PARS DISTALIS*) DANS LES CHANGEMENTS DE COULEUR ET LA MUE DE LA CREVETTE *PALAEMON SERRATUS*

# PLANCHE II

Fig. A — Crevettes sans P.O. (*en haut, à gauche*), sans glandes du sinus (*en bas, au milieu*) et témoin (*à droite*), sur fond blanc : la coloration des deux opérées est sensiblement la même.

Fig. B — Exemple de convergence entre la coloration des diverses catégories d'opérées, deux semaines après les ablations : *en haut,* crevette sans glandes du sinus ; au-dessous, crevette sans organes X ; *en bas, à gauche,* crevette sans P.O. ; *à droite,* témoin.

Fig. C — Exemple de l'éclaircissement des crevettes sans P.O., après deux mois de maintien sur un fond blanc éclairé : *à gauche,* témoin ; *à droite,* opérée.

Fig. D — Existence d'une possibilité d'adaptation chez les crevettes aveugles : *en haut, à gauche,* crevette sans P.O., blanche, laissée sur fond blanc ; *en bas, à gauche,* crevette sans P.O., (initialement blanche) colorée par une adaptation de 24 h au fond noir ; *à droite,* témoin ayant subi la même adaptation.

A

B

C

D

Achevé d'imprimer sur les presses
des « Editions Marocaines et Internationales »
11, Av. de Rabat a Tanger
le 30 Octobre 1965

# DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNEES PAR LA FACULTE

## L'adaptation chromatique chez les insectes

*Lu et approuvé :*
Bordeaux, le 13 Mai 1965
*Le Doyen de la Faculté des Sciences,*

*Vu et permis d'imprimer :*
Bordeaux, le 14 Mai 1965
*Le Recteur de l'Académie de Bordeaux*